© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Die Evolution der Schmetterlinge (Lepidoptera)

M. Nuss

Abstract: The evolution of Lepidoptera is illustrated based on published examples. The huge reproductive potential (*Plodia interpunctella* (Hübner, 1813)) and modification of species (*Biston betularia* (Linnaeus, 1758), *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767)) is explained to demonstrate the acting of natural selection. Industrial melanism of the peppered moth and heredity of phenotypic characters in *Zygaena ephialtes*, which follows Mendelian rules and takes part in the evolution of Müllerian mimicry are in the centre of interest. Two examples of very young speciation processes are given: the radiation in the genus *Omiodes* Guenée, 1854 on Hawaii within the last 1,400 years and the evolution of host plant races of *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796) within the last 500 years. Based on the evolution of the mouth parts, it is explained how to get a phylogenetic reconstruction of the Lepidoptera. Based on the phylogenetic reconstruction, it is shown how to date certain evolutionary events by fossils and molecular clocks. So far, evolutionary research in zoology has been based exclusively on the assumption that new species evolve by diversification of a stem species. However, new research results on *Heliconius* Kluk, 1802 demonstrate that speciation can happen by homoploid hybridisation as well. It is proven that research on Lepidoptera will still require centuries to discover most of the species living on earth as well as to learn their life histories, while the existence of many species is critically endangered by human activities and some of those species especially interesting for science are already believed to be extinct.

Key words: Lepidoptera; *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767); *Plodia interpunctella* (Hübner, 1813); *Omiodes* Guenée, 1854; *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796); *Biston betularia* (Linnaeus, 1758); *Heliconius heurippa* (Hewitson, 1853); reproductive potential; industrial melanism; natural selection; Mendelian heredity; Müllerian mimicry; young speciation; phylogenetic reconstruction; mouth parts; fossils; molecular clock; homoploid hybridisation; recent extinction, Hawaii.

Einleitung

Noch ist nicht bekannt, wie viele Schmetterlingsarten auf unserer Erde leben. Allein in drei jüngeren Publikationen variieren die Angaben über die Zahl der bislang wissenschaftlich beschriebenen Arten von 137.500 (Beccaloni et al. 2003) über 148.500 (Gaedike & Häuser 2003) bis 171.000 (Kristensen 1998). Nachfolgende Publikationen zeigen, dass für einzelne Gruppen der Schmetterlinge die Anzahl bekannter Arten noch weitaus größer ist (z. B. Brown 2005; Baldizzone et al. 2006). Diese großen Abweichungen erklären sich aus der Tatsache, dass es trotz der Einrichtung moderner Datenbanken noch kein Verzeichnis gibt, in dem alle Schmetterlingsarten vollständig aufgelistet sind. Es gibt auch keine Buchreihe, in der alle Schmetterlinge der Welt beschrieben sind. Würde man nur eine Seite benutzen, um eine Art zu beschreiben – ihr Aussehen, in welchem Lebensraum sie vorkommt, von welchen Pflanzenarten sich Falter und Raupen ernähren, wie weit sie verbreitet ist und vielleicht noch Bilder von Falter, Puppe, Raupe und Ei ergänzt – müsste man eine Buchserie von 150 Bänden mit jeweils 1.000 Seiten drucken. Zum Vergleich: Die umfangreichste je gedruckte Buchreihe in der Menschheitsgeschichte ist wohl das Oxford Dictionary of National Biography (Oxford University Press 2004), welches mit 60 Bänden à 1.000 Seiten, die im Bücherregal 3,60 m beanspruchen, nicht einmal halb so umfangreich ist.

So sind die Entomologen immer noch wie im 18. und 19. Jahrhundert auf Museumssammlungen angewiesen, in denen Belegexemplare von Schmetterlingen systematisch geordnet werden. Diejenigen Entomologen, die sich mit der Beschreibung und Klassifizierung von Arten beschäftigen, sind meist auf eine engere Verwandtschaftsgruppe von überschaubarer Artenzahl spezialisiert. Keiner von ihnen kann alle Schmetterlingsarten kennen – es sind einfach zu viele.

Bei der Arbeit, Ordnung in diese Vielfalt zu bringen, entdecken die Entomologen immer noch neue Arten, die dann wissenschaftlich beschrieben werden. Allerdings kann es auch vorkommen, dass eine Art irrtümlich mehrfach beschrieben wird. Dann wird der jeweils jüngere Name ein Synonym des älteren. Dieses Procedere sorgt dafür, dass sich die Zahl bekannter Schmetterlingsarten fast täglich ändert. Allein im Jahr 1990 wurden weltweit 922 Schmetterlingsarten entdeckt und wissenschaftlich beschrieben, gleichzeitig aber auch 356 zuvor beschriebene Artnamen synony-

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 587-608

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1-10: Mitteleuropäische Vertreter der Lepidoptera. (**1**) Micropterigidae: *Micropterix shaefferi* Heath, 1975 (Bayern, Riedenburg, 7.5.2002). (**2**) Eriocraniidae: *Eriocrania subpurpurella* (Haworth, 1828) (Bayern, Mettenbach, 30.4.2001). (**3**) Hepialoidea, Hepialidae: *Phymatopus hecta* (Linnaeus, 1758) (Nordtirol, Pertisau, 10.07.1998). (**4**) Incurvarioidea, Incurvariidae: *Incurvaria masculella* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Bayern, Sittlerhof, 04.05.2004). (**5-7**) Tineoidea. (**5**) Tineidae: *Triaxomera parasitella* (Hübner, 1796) (Bayern, Wolfsbach, 03.06.2003). (**6-7**) Psychidae: *Dahlica triquetrella* (Hübner, 1813). (**6**) Flügelloses Weibchen aus der Puppe schlüpfend (Bayern, Läuterkofen, 18.03.2001). (**7**) Männchen (Bayern, Obernzell, 16.04.2006). (**8**) Gracillarioidea, Gracillariidae, Lithocolletinae: *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic, 1986 (Rosskastanienminiermotte) (Bayern, Attenkofen). (**9-10**) Gelechioidea, Coleophoridae: *Coleophora ballotella* (Fischer von Röslerstamm, 1843) (Brandenburg, Grießen / Neiße). (**9**) Larve (29.05.2004). (**10**) Falter (20.06.2004).
Fotos: P. Lichtmannecker.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

misiert (EDWARDS 1990, 1991). Somit ist die absolute Anzahl bekannter Schmetterlingsarten 1990 nicht um 922, sondern „nur" um 566 gestiegen.

Begonnen hat alles im Jahr 1758, als Carl LINNÉ (lat. Carolus LINNAEUS; 1762 geadelt, seither Carol von LINNÉ) mit der Einführung der binären Nomenklatur und eines hierarchischen Ordnungssystems die moderne Zoologie begründete. Unterstellen wir, dass seit 1758 (= 250 Jahre) 171.000 Schmetterlingsarten beschrieben wurden (siehe oben), so sind das pro Jahr durchschnittlich etwa 684 Arten. Es wird aber geschätzt, dass etwa doppelt so viele, also 342.000 Schmetterlingsarten tatsächlich auf unserer Erde leben. Unterstellt man weiter, dass die Beschreibung der verbleibenden 171.000 Arten mit ähnlicher Geschwindigkeit erfolgen wird, wird es noch einmal 250 Jahre erfordern, um alle verbleibenden Schmetterlingsarten zu entdecken und wissenschaftlich zu beschreiben.

Dabei ist die Beschreibung einer neuer Art erst der Anfang ihrer Erforschung. Von vielen bislang beschriebenen Arten wissen wir noch nichts über ihre Lebensweise. Dies mag verdeutlichen, wie viel Forschungsarbeit über die Schmetterlinge noch zu leisten sein wird. Wir dürfen ganz sicher noch auf manche spektakuläre Entdeckungen gefasst sein.

Aber woher kommen eigentlich die vielen Schmetterlingsarten? Die universelle naturwissenschaftliche Antwort auf diese Frage lautet, dass sie durch Evolution entstanden sind (DARWIN 1859; MAYR 2005) und dies soll im Folgenden anhand einiger Beispiele erläutert werden.

Natürliche Selektion und Anagenese – Die Veränderlichkeit von Arten

Charles DARWIN (1859) erkannte, dass Populationen ein Vermehrungspotential haben, dass ihre Größe exponentiell zunehmen könnte, doch kommt es in der Realität nicht dazu. Vielmehr bleiben die einzelnen Populationen, global betrachtet und von einigen Schwankungen abgesehen, über längere Zeit gleich groß. Ein Grund dafür ist, dass sie nur begrenzte Ressourcen zur Verfügung haben, wie beispielsweise Nahrung oder Lebensraum, um welche die einzelnen Individuen konkurrieren. Ein solcher Zusammenhang wurde ursprünglich von Thomas MALTHUS (1798) für die menschliche Gesellschaft diskutiert. DARWIN (1859) griff dies auf und bezeichnete die Konkurrenz zwischen Individuen einer Art als den „Kampf ums Dasein".

DARWIN (1859) beobachtete auch, dass es keine zwei Individuen in einer Population gibt, die sich absolut gleich sind und schlussfolgerte daraus, dass sie sich im Hinblick auf ihre Überlebenswahrscheinlichkeit unterscheiden, dass heißt, es findet natürliche Selektion statt. Und er stellte fest, dass zumindest ein Teil der Unterschiede zwischen den Individuen einer Population erblich bedingt ist und natürliche Selektion deshalb über mehrere Generationen zur Evolution führt.

Der Dörrobstmotte ist die Küche zu klein!

Gemeinsam mit der Stubenfliege (*Musca domestica* LINNAEUS, 1758) und den Schaben (z. B. *Blatta orientalis* (LINNAEUS, 1758), *Periplaneta americana* (LINNAEUS, 1758), *Blattella germanica* (LINNAEUS, 1767)) gehört sie zum bekanntesten Küchenungeziefer unserer Tage: die Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813) (Abb. 17). Fast jeder hat sich schon einmal über diese Tierart geärgert, deren rosafarbene, später gelbgrünliche Larven, die bis zu 13 mm lang werden, sich durch Trockenfrüchte, Nüsse, Schokolade, Getreideprodukte, Sämereien, trockene Kräuter etc. fressen, diese mit ihren Seidenfäden durchziehen und dort ihre Exkremente hinterlassen. Dabei kann ihr die Nahrung fast nicht zu trocken sein. Selbst wenn darin nur noch 5 % Restfeuchte enthalten ist, können sich die Larven noch normal entwickeln (SHOJAADDINI 2005) und so trieb die Dörrobstmotte ihr Unwesen wahrscheinlich schon in den Tonkrügen des Altertums. Sie gilt heute weltweit als der wichtigste Schädling in der Lebensmittelverarbeitenden Industrie. Verluste, Überwachung, Bekämpfung, Reklamationen und Rücknahmeaktionen belaufen sich vermutlich auf Milliardenbeträge. Der Umsatz mit Pheromonfallen für Vorratsschädlinge beträgt allein in den USA jährlich mehrere Millionen Dollar (NANSEN et al. 2004). In Mitteleuropa kommt die Dörrobstmotte unter freiem Himmel vor allem in der Umgebung von Lagerhäusern vor (CAMPBELL & ARBOGAST 2004).

Wie bei allen Schmetterlingen verläuft die Entwicklung vom Ei, aus dem eine Larve schlüpft, die sich mehrmals häutet, sich dann zu einer Puppe verwandelt, aus welcher schließlich das adulte Insekt schlüpft (umgangssprachlich: Falter, Schmetterling). Diese vollständige Verwandlung haben die Schmetterlinge mit allen anderen Holometabola gemeinsam. Die Entwicklung der Dörrobstmotte wird von der verfügbaren Nahrung, der relativen Luftfeuchtigkeit und der Temperatur beeinflusst. ARBOGAST (2006) züchtete die Dörrobstmotte im Labor auf Maissamen, um die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Falter zu untersuchen. Er variierte die Temperatur und die relative Luftfeuchte in 18 verschiedenen Kombinationen. Unterhalb 15 °C und oberhalb 40 °C schlüpften weniger als ein Prozent der Larven, aber zwischen 20-35 °C korrelierte der Schlupf positiv mit zunehmender Temperatur und es dauerte in diesem

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

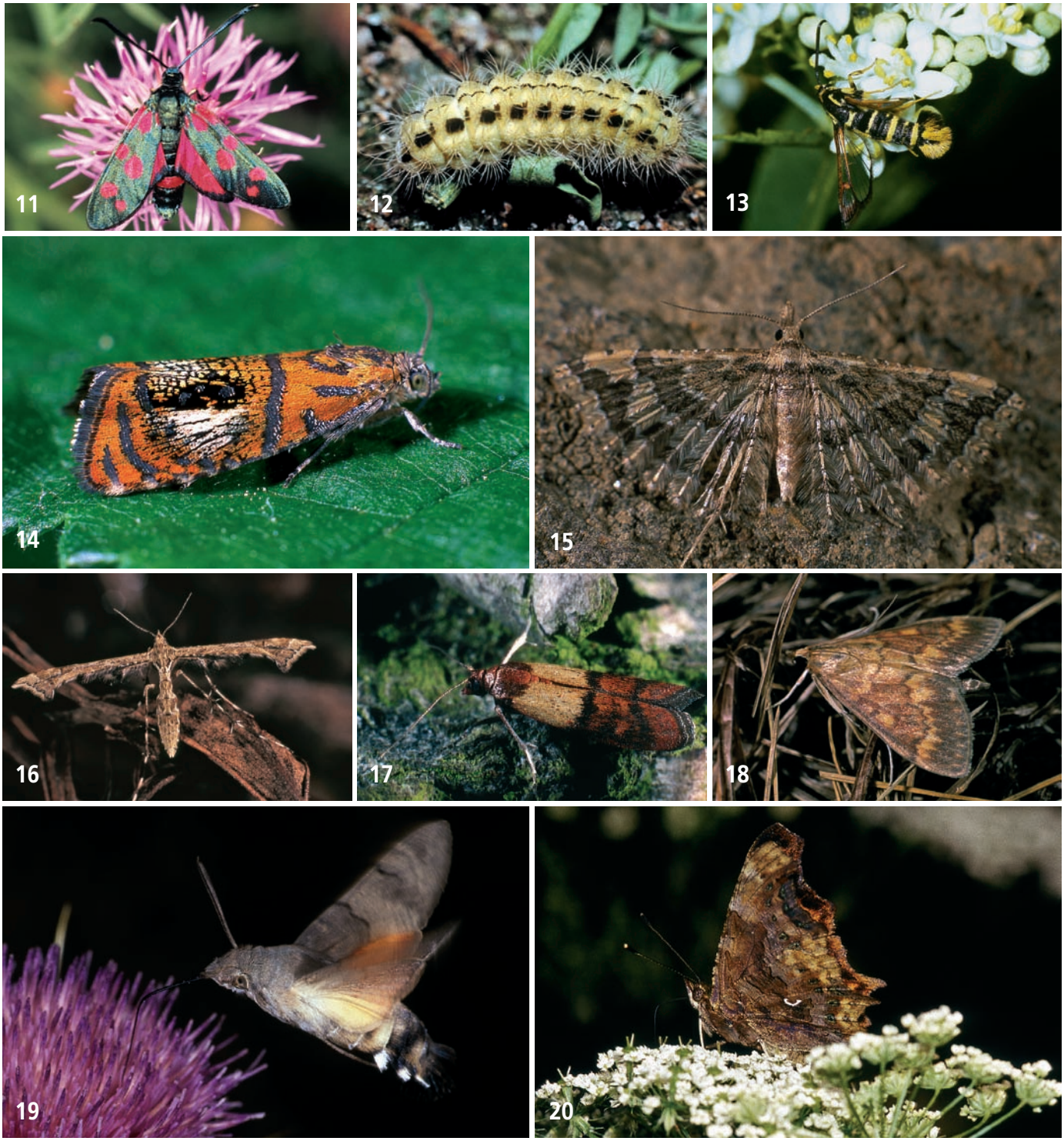

Abb.11-20: Mitteleuropäische Vertreter der Lepidoptera. (**11-12**) Zygaenoidea, Zygaenidae: *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767). (**11**) Falter (Sachsen, westlich Meißen). (**12**) Larve (gleiche Lokalität). (**13**) Sesioidea, Sesiidae: *Synanthedon vespiformis* (Linnaeus, 1761), Bulgarien, Burgas, Juni 1984 (Foto: M. Förster, Archiv Museum für Tierkunde Dresden). (**14**) Tortricidae: *Olethreutes arcuella* (Clerck, 1759) (Bayern, Kallmünz, 16.05.2002). (**15**) Alucitoidea, Alucitidae: *Pterotopteryx dodecadactyla* (Hübner, 1813) (Bayern, Eining, 26.07.2003). (**16**) Pterophoridae: *Amblyptilia punctidactyla* (Haworth, 1811) (Bayern, Rambachtal, 15.10.2005). (**17**) Pyralidae: *Plodia interpunctella* (Hübner, 1813) (Dörrobstmotte). (**18**) Crambidae: *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796) (Maisünsler). (Bayern, Wolfsbach). (**19**) Bombycoidea, Sphingidae: *Macroglossum stellatarum* (Linnaeus, 1758) (Taubenschwänzchen) (Ungarn, 10.08.1992). (**20**) Papilionoidea, Nymphalidae: *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758) (Dresden). Deutlich sichtbar sind die für Tagfalter in der Ruhestellung charakteristisch nach oben zusammengelegten Flügel sowie die distal verdickten Fühlerspitzen (Foto: G. Hoffmann, Archiv Museum für Tierkunde Dresden). Fotos 11-12: T. Keil; 14-19: P. Lichtmannecker.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 1: Das Vermehrungspotential der Dörrobstmotte in 12 Monaten. Ein Weibchen kann bis zu 500 Eier ablegen, aus denen sich jeweils 50 % Männchen und Weibchen entwickeln.

Weibchen		Eier			Männchen und Weibchen
Januar	1	×	500	=	500
Februar	250	×	500	=	125.000
März	62.500	×	500	=	31.250.000
April	15.625.000	×	500	=	7.812.500.000
Mai	3.906.250.000	×	500	=	1.953.125.000.000
Juni	976.562.500.000	×	500	=	488.281.250.000.000
Juli	244.140.625.000.000	×	500	=	122.070.312.500.000.000
August	61.035.156.250.000.000	×	500	=	30.517.578.125.000.000.000
September	15.258.789.062.500.000.000	×	500	=	7.629.394.531.250.000.000.000
Oktober	3.814.697.265.625.000.000.000	×	500	=	1.907.348.632.812.500.000.000.000
November	953.674.316.406.250.000.000.000	×	500	=	476.837.158.203.125.000.000.000.000
Dezember	238.418.579.101.562.500.000.000.000	×	500	=	119.209.289.550.781.250.000.000.000.000

Temperaturbereich durchschnittlich 3,1 bis 8,5 Tage von der Eiablage bis zum Schlupf der Larven. Die Entwicklungsdauer von der Eiablage bis zum Schlupf des Falters nimmt in dem Temperaturbereich von 20-31,1 °C mit steigender Temperatur von 67,6 auf 30,1 Tage ab, dann aber, bei einer Temperaturzunahme auf 35 °C, steigt sie wieder auf 38,5 Tage. Unter optimalen Bedingungen können sich also innerhalb eines Jahres bis zu 12 Generationen entwickeln. Da ein Weibchen bis zu 500 Eier legen kann, ergibt sich daraus ein riesiges Vermehrungspotential (Tab. 1).

Tabelle 1 zeigt, dass ausgehend von einem einzigen Weibchen, dass vielleicht im Januar mit Trockenprodukten in die Küche eingetragen wurde, schon im April mehr Dörrobstmotten resultieren würden, als heute Menschen auf unserer Erde leben und zu Weihnachten gäbe es die schöne Bescherung von über 119 Quadrilliarden Dörrobstmotten! Dass ein solcher Zustand nicht nur für den menschlichen Betrachter, sondern auch für die Motten sogar in einer geräumigeren Küche etwas eng werden würde, lässt sich leicht errechnen. Das Körpervolumen einer Dörrobstmotte beträgt etwa 9 mm × 1,5 mm × 1,5 mm = 20,25 mm^3. Wird dieser scheinbar vernachlässigbare Rauminhalt mit den $1{,}19 \times 10^{29}$ Dörrobstmotten multipliziert, ergibt das ein Volumen von $2{,}4 \times 10^{21}$ m^3! Wird der Küche nun eine Quaderform unterstellt, gibt die Kubikwurzel aus diesem Volumen die Kantenlänge der Küche an: 13.415 km. Das entspricht etwa einem Drittel der Länge unseres Erdäquators (Umfang etwa 40.075 km).

Der Industriemelanismus des Birkenspanners

Als DARWIN (1859) mit seinem Buch „On the origin of species“ die Evolutionstheorie begründete, lieferte er dafür eine überwältigende Fülle von Belegen, doch führten Kritiker an, dass ein entscheidender Beweis ausstehe: ein Beispiel für Evolution in Aktion. Dabei ereigneten sich zu DARWINs Lebzeiten (1809-1882) dramatische Veränderungen in der Umwelt Englands. Mit der Industrialisierung ging eine nach heutigen Maßstäben unvorstellbare Luftverschmutzung einher. Es ist überliefert, dass in Manchester aufgrund durchziehender Rauchwolken selbst zur Mittagszeit der Himmel nicht sichtbar war und Mütter kaum die Umrisse ihrer auf den Straßen spielenden Kinder ausmachen konnten. Jährlich gingen etwa 50 Tonnen Ruß pro Quadratmeile auf die Stadt nieder. Bäume, Häuser und jede andere Oberfläche in der Umgebung von Manchester waren mit Ruß bedeckt. Wenn im Sommer ein Gewitterregen niederging, lief der Ruß in Rinnsalen an der Rinde hinab und das schwefelsaure Regenwasser zerstörte die Flechten, die auf den Bäumen wuchsen (HOOPER 2003). In dieser Viktorianischen Hölle wurde 1848 im Gebiet von Manchester erstmalig ein seltener, schwarzer Phänotyp des ansonsten hellen Birkenspanners *Biston betularia* (LINNAEUS, 1758) (Geometroidea: Geometridae) (Abb. 21) nachgewiesen, der in den Folgejahren immer häufiger wurde und schließlich den hellen Phänotyp zahlenmäßig deutlich übertraf. Bis 1890 nahm der Anteil der schwarzen Tiere fast überall in England zu und 1895 gehörten 98 % aller Birkenspanner in Manchester zum schwarzen Phänotyp (EDLESTON 1865; TUTT 1896; KETTLEWELL 1961; STEWARD 1977; MAJERUS 1998).

Da der Melanismus des Birkenspanners der Industrialisierung und der damit einhergehenden Luftverschmutzung in Großbritannien folgte, stellte TUTT (1896) die Hypothese auf, dass der helle Phänotyp des Birkenspanners beim Ruhen an mit Flechten bewachsenen Oberflächen visuell besser getarnt sei und dass der schwarze Phänotyp in Industriegebieten häufiger wurde, weil die Oberflächen, auf welchen die Falter tagsüber ruhen, sich aufgrund der industriellen Luftverschmutzung verändert haben: Auf den dunklen und relativ gleichmäßig verrußten Baumstämmen würden Falter des schwarzen Phänotyps besser vor den Blicken insektenfressender Vögel getarnt sein als jene des hellen Phäno-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

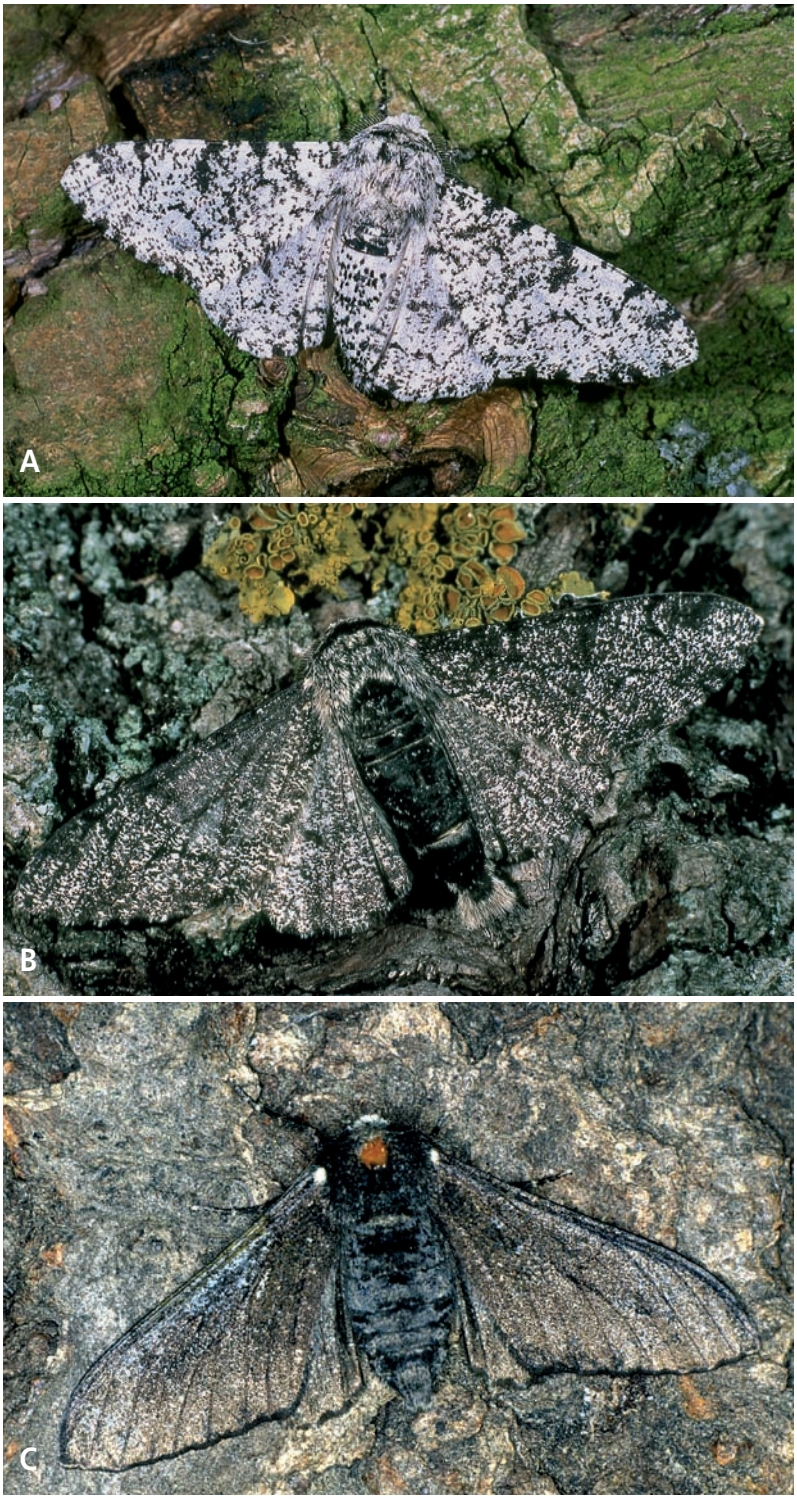

Abb. 21: Der Birkenspanner (*Biston betularia* (LINNAEUS, 1758)) (Geometridae). (**A**) Der helle Phänotyp ('Forma typica') (Bayern, Eglberg, 26.05.1999). (**B**) Der intermediäre Phänotyp ('Forma insularia') (Ungarn, Boly, 22.07.1997). (**C**) Der schwarze Phänotyp ('Forma carbonaria'). Die in der Literatur für die drei Phänotypen des Birkenspanners verwendeten Namen typica, insularia und carbonaria sind infrasubspezifisch und nach ICZN (2000) nicht verfügbar. Foto A-B: P. Lichtmannecker; C: G. Ebert.

typs. Mit TUTTs (1896) Publikation war eine Lehrbuchgeschichte par excellence geboren: der Industriemelanismus des Birkenspanners als ein Beispiel natürlicher Selektion, das vor unseren Augen abläuft. Es war zunächst das einzige Beispiel für Evolution in Aktion und erregte entsprechende Aufmerksamkeit.

Noch in der Mitte des 20. Jahrhunderts dominierte der schwarze Phänotyp in weiten Teilen Großbritanniens und das Vorkommen des hellen Phänotyps beschränkte sich auf den Westen Englands und den Norden Schottlands (KETTLEWELL 1961). Im Norden von Wales gehörten zu jener Zeit 90 % oder mehr zum schwarzen Phänotyp. Nach Süden reduzierte sich dieser Anteil und erreichte an der Südwestküste von England 5 % oder weniger, womit das Vorkommen des schwarzen Phänotyps mit den großen Industriestandorten korrelierte (COOK 2003). In den 1970er Jahren zeigt LEES (1981), dass das Vorkommen des schwarzen Phänotyps großenteils mit den Gebieten hoher Luftverschmutzung (mittlere Staubpartikelkonzentration im Winter größer als 45 mg/m^3 Luft und mittlere Schwefeldioxidkonzentration im Winter größer als 50 mg/m^3 Luft) übereinstimmt.

Nachdem in den 1950er Jahren in Großbritannien der Clean Air Act erlassen wurde, ging die Luftverschmutzung nach und nach zurück. Dies bedingte auch eine Wiederbesiedlung der Bäume mit Flechten sowie einen Rückgang des schwarzen Phänotyps in den Populationen des Birkenspanners zugunsten des intermediären grauen sowie des hellen Phänotyps (COOK 2000, 2003; COOK et al. 1999, 2002, 2004). Bereits Anfang der 1980er Jahre beschränkten sich Populationen mit einer Häufigkeit des schwarzen Phänotyps von 90 % und mehr auf eine Industrieregion in Nordengland und nur eine Dekade später sank ihre Häufigkeit hier auf 50 % (COOK 2003).

Damit korreliert das Vorkommen des schwarzen Phänotyps des Birkenspanners zeitlich und räumlich mit starken, industriell bedingten Luftverschmutzungen. Die Zu- und Abnahme des schwarzen Phänotyps vollzog sich in Großbritannien in nur 150 Jahren. Ähnliche Korrelationen wurden für Deutschland (CLEVE 1970), die Niederlande (BRAKEFIELD & LIEBERT 2000) und Nordamerika (GRANT & WISEMAN 2002) gefunden.

Genetisch wird das Auftreten der drei Phänotypen des Birkenspanners durch die Vererbung mehrerer Allele an einem Locus erklärt, wobei der schwarze Phänotyp dominant vererbt wird (GRANT 2004).

Adulte Birkenspanner sind nachtaktiv und während des Fluges der Gefahr des Gefressenwerdens durch Fledermäuse (Mammalia: Chiroptera) ausgesetzt. Allerdings besitzen die Falter ein Tympanalorgan zur Ortung

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

der Ultraschalllaute der Fledermäuse und sind somit grundsätzlich in der Lage, bei Wahrnehmung der Ortungslaute den Fledermäusen zu entkommen. Wie dieses Räuber-Beute-System quantitativ genau funktioniert ist zwar noch nicht untersucht, aber dass Fledermäuse mit ihrem akustischen Ortungssystem die verschiedenen Phänotypen des Birkenspanners aufgrund ihres Melanisierungsgrades unterschiedlich selektieren, ist unwahrscheinlich. Tagsüber ruhen Birkenspanner nicht, wie in den meisten Lehrbüchern gezeigt, an Baumstämmen, sondern vorwiegend an der Unterseite von mit Krustenflechten bewachsenen Zweigen sowie in Stamm-Astgabeln (MIKKOLA 1979; MAJERUS 1998; MAJERUS et al. 2000). Hier sind die Falter insektenfressenden Vögeln ausgesetzt und der helle Phänotyp ist ihnen gegenüber visuell deutlich besser getarnt als der schwarze. Sterben die Flechten aufgrund von Luftverschmutzung jedoch ab, kehrt sich dies um und die schwarzen Phänotypen sind besser getarnt als die hellen (MAJERUS et al. 2000). Dass Vögel die jeweils weniger getarnten Birkenspannerfalter fressen, wurde durch mehrere Studien belegt (vgl. KETTLEWELL 1961).

Damit sind genetische Variabilität, Umweltveränderungen und natürliche Selektion die Faktoren, die bei der Zu- und Abnahme des Melanismus des Birkenspanners eine wichtige Rolle spielen und so liefert der Birkenspanner ein Beispiel für Evolution in Aktion. Allerdings gestaltet sich die Untersuchung dieser Zusammenhänge als sehr aufwendig, da (1) die Individuendichte der Birkenspannerfalter in freier Natur sehr niedrig ist, (2) ein Falter in einer Nacht bis zu 2,5 km fliegt und deren Mobilität konkrete Standortfaktoren überlagert und (3) entwickelt sich pro Jahr nur eine Generation, so dass die Reaktion auf eine Umweltveränderung nur mit einer zeitlichen Verzögerung von mehreren Jahren erfolgt.

Zygaena ephialtes (LINNAEUS, 1767) – eine Art erhält 150 Namen!

Blutströpfchen (*Zygaena* FABRICIUS, 1775) sind Schmetterlinge mit schmalen, metallischblauen Vorderflügeln, die mit kontrastierenden roten Punkten oder Bändern versehen sind (Abb. 11). In dieser auffälligen Gestalt ruhen die Falter auf blumenreichen Wiesen gern auf lilafarbenen Blüten und lassen sich im Wind schaukeln. Oft sitzen sie gesellig auf einer Blüte, lassen sich nur wenig stören und selbst wenn sie leicht mit dem Finger berührt werden, schicken sie sich kaum an, davon zu fliegen. Diese scheinbare Gelassenheit hat einen Grund: Blutströpfchen sind giftig! Sie synthetisieren in ihrem Körper die Cyanglykoside Linamarin und Lotaustralin (DAVIS & NAHRSTEDT 1979, 1987), welche die Larven in Hohlräumen der 2. und 3. Thorax-, sowie der 1. bis 8. Abdominalsegmente einlagern. Bei Gefahr können die Cyanglykoside in einer katalytischen Reaktion zu dem extrem giftigen Cyanwasserstoff (HCN) zersetzt und in Form eines farblosen Flüssigkeitstropfens (Blausäure) nach Außen abgegeben werden. Bei der Häutung werden die Cyanglykoside auf das nächste Larvenstadium, die Puppe und den Falter sowie von den Weibchen bei der Ablage der Eier auch auf diese weitergegeben. Damit im Umgang mit dem Gift auch nichts schief geht, sind die Tiere in der Lage, HCN durch einen enzymatischen Prozess zu entgiften (WITTHOHN & NAUMANN 1987). Zu den potentiellen Feinden der Blutströpfchen gehören Ameisen, Frösche, Kröten, Eidechsen, Mäuse und Vögel. Unerfahrene Stare wurden beobachtet, wie sie versuchten, die Larven von Blutströpfchen zu fressen, diese aber sofort wieder losließen und sich lange danach den Schnabel reinigten. Daraufhin zeigten sie für geraume Zeit keinerlei Interesse an Insekten, lernten im Laufe der Zeit aber, ausschließlich Insekten mit dem aposematischen Zeichnungsmuster (= Warnfarben) der Blutströpfchen zu meiden.

Es könnte angenommen werden, dass ein Zeichnungsmuster, das den Feinden der Blutströpfchen Erinnerungen an sehr unangenehme Erfahrungen wach zu halten scheint, in den Blutströpfchenpopulationen wenig variiert, um zu vermeiden, dass eine leichte Abweichung einen Vogel dazu verführen könnte, einen Außenseiter zu probieren. Tatsächlich ist genau das Gegenteil dessen der Fall. Beispielsweise variiert die Art *Zygaena ephialtes* so stark, dass für ihre verschiedenen Phänotypen bis in die sechziger Jahre des 20. Jahrhunderts mehr als 150 Namen beschrieben wurden (REISS & TREMEWAN 1967). So gibt es Tiere mit fünf oder sechs Flecken auf den Vorderflügeln und die Flecken können jeweils rot, gelb, orange oder weiß sowie die Hinterflügel rot oder gelb mit einem schwarzen Rand oder völlig schwarz mit einem weißen Vorderrandfleck sein. Zudem zeigt jede dieser Kombinationen individuelle Variationen.

In den Jahren 1912–1914 unternahm BURGEFF (1921) Kreuzungen zwischen einigen dieser Phänotypen, die er aufgrund des beginnenden Krieges jedoch nicht zu Ende führen konnte. Er schlussfolgerte aber schon, dass die Farbvariationen an zwei Erbfaktoren gebunden sind: der eine bestimmt die rote oder gelbe Pigmentierung, der andere die Ausdehnung (peucedanoides Merkmal) oder Reduktion (ephialtoides Merkmal) dieses Pigments.

Diese Studie wurde schließlich von BOVEY (1934, 1941, 1948, 1966) in der Schweiz, POVOLNY & PIJÁČEK (1949; vgl. POVOLNY 1999) in Tschechien, DRYJA (1959) in Polen sowie TREMEWAN (2006) aufgegriffen. Die Wissenschaftler erbrachten unabhängig voneinan-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

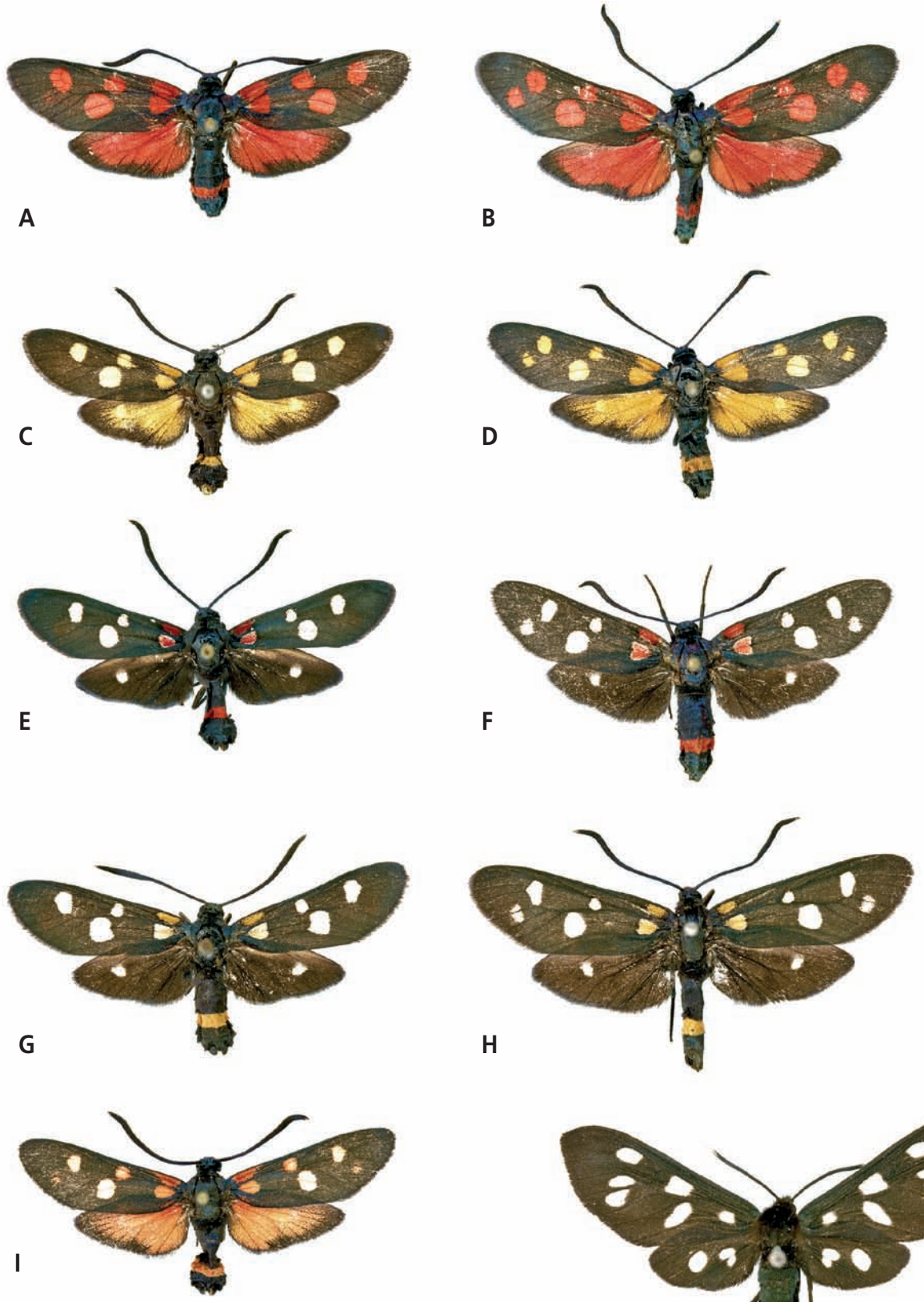

Abb. 22: Phänotypen von *Zygaena ephialtes* (Linnaeus, 1767). (**A**) Peucedanoid, 5 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. (**B**) Peucedanoid, 6 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. (**C**) Peucedanoid, 5 Flecken, gelb; Ungarn. (**D**) Peucedanoid, 6 Flecken, gelb; Tschechien, Mähren. (**E**) Ephialtoid, 5 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. (**F**) Ephialtoid, 6 Flecken, rot; Österreich, Wachau. (**G**) Ephialtoid, 5 Flecken, gelb; Tschechien, Erzgebirge. (**H**) Ephialtoid, 6 Flecken, gelb; Kroatien, Istrien. (**I**) Peucedanoid, 5 Flecken, orange; Österreich, Lengenfeld bei Krems.

Abb. 23: Noctuoidea: Arctiidae: *Amata phegea* (Linnaeus 1758) Sachsen, Waldheim (alle Tiere: Museum für Tierkunde Dresden).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

der in langjährigen Kreuzungsexperimenten den Beweis, dass sich die polymorphen Farbvarianten bei *Zygaena ephialtes* durch die Mendelschen Vererbungsregeln (MENDEL 1866) erklären lassen, die erst um 1900 wieder entdeckt wurden.

Zygaena ephialtes bringt in Mitteleuropa nur eine Generation pro Jahr hervor und manche Individuen benötigen für ihre Entwicklung sogar ein zweites Jahr. So fing BOVEY (1934) die ersten Weibchen für seine Zuchtversuche im Jahr 1930 und erhielt die homozygoten (reinerbigen) Eltern (P-Generation) 1931, mit denen er die erste Kreuzung vornahm, aus der er 1932 die Falter der ersten Tochtergeneration (F1-Generation) erhielt, die er wiederum kreuzte und 1933 die ersten Falter der F2-Generation erhielt, doch überwinterten viele Larven dieser Generation ein zweites Mal, so dass nicht alle Ergebnisse zur Publikation vorlagen. 1931 kreuzte er in vier Zuchten ♀ rot peucedanoid × ♂ rot ephialtoid und erhielt in der F1-Generaition insgesamt 163♂ und 151♀ rot peucedanoid sowie in weiteren drei Zuchten ♀ rot ephialtoid × ♂ rot peucedanoid und erhielt insgesamt 71♂, 62♀ rot peucedanoid. Dann kreuzte BOVEY ♀ Hybrid F1 × ♂ Hybrid F1 und erhielt in der F2 11♂, 1♀ rot peucedanoid und 2♂, 1♀ rot ephialtoid, was nahezu einem Verhältnis von 1:3 zwischen den Phänotypen ephialtoid und peucedanoid entspricht (Ungenauigkeit: ein Teil der Raupen überwinterte ein zweites Mal und ging nicht in die Auswertung ein).

Mit diesem Experiment war bewiesen, (1) dass die Hybriden aus zwei reinerbigen Rassen alle gleich aussehen (Uniformitätsregel) und (2), dass das Merkmal peucedanoid dominant gegenüber dem Merkmal ephialtoid ist, das heißt, die Merkmale trennen sich in der F2 Generation wieder auf (Spaltungsregel). Damit folgen die Merkmale peucedanoid und ephialtoid den MENDELschen Vererbungsregeln. Das Ergebnis lässt sich wie in Tabelle 3 dargestellt vereinfacht zusammenfassen:

Tab. 2: Nomenklatur der *Zygaena ephialtes* Phänotypen (nach BOVEY 1934; NAUMANN et al. 1999). **R**: Rot dominant. **r**: rot rezessiv (= gelb). **P**: 'peucedanoid' (Vorderflügelflecken und Hinterflügel rot oder gelb, letztere mit schwarzem Rand). **p**: 'ephialtoid' (Vorderflügelflecken weiß, mit Ausnahme der beiden Basalflecke und Hinterflügel vollständig schwarz, mit Ausnahme eines weißen Fleckes am distalen Ende der Diskoidalzelle). All diese Phänotypen kommen mit 5 oder 6 Flecken im Vorderflügel vor, letztere ist rezessiv.

Zygote			**5 Flecke**	**6 Flecke**
peucedanoid	rot	PR	athamanthae	peucedani
	gelb	Pr	aeacus	icterica
ephialtoid	rot	pR	medusa	ephialtes
	gelb	pr	trigonellae	coronillae

Tab. 3: Mendelsche Vererbung der peucedanoiden und ephialtoiden Phänotypen von *Zygaena ephialtes*.

P	peucedanoid	×	ephialtoid
F1	peucedanoid		
F2	3 peucedanoid		1 ephialtoid

In der Folge setzte BOVEY (1941) seine Experimente fort, und kreuzte rote peucedanoide Phänotypen vom Fuß des Jura, rote ephialtoide Phänotypen aus Martigny und gelbe ephialtoide Phänotypen aus Fischamend bei Wien. Diese Studien belegen, dass (1) der rote Typ (RR) den gelben (rr) dominiert und (2), dass die beiden Merkmalskomplexe peucedanoid/ ephialtoid und rot/gelb als Dihybridismus interpretiert werden müssen, da sie unabhängig voneinander vererbt werden (Unabhängigkeitsregel).

Es soll hier der Vollständigkeit halber darauf hingewiesen werden, dass es noch eine weitere Farbvariante von *Zygaena ephialtes* gibt, ein orangefarbener Phänotyp, der in der Natur nur sehr selten auftritt und durch drei multiple Allele R (rot), r^j (stark gelb) und r^j (schwach gelb) erklärt wird (BOVEY 1966).

Interessanterweise sind die einzelnen Phänotypen innerhalb des Verbreitungsgebietes von *Zygaena ephialtes*, das sich von der Atlantikküste Frankreichs bis nach

Tab. 4: Die Unterarten von *Zygaena ephialtes* (nach NAUMANN et al. 1999).

Unterart	**Flügelmerkmale**	**Verbreitung**
Z. e. ephialtes (LINNAEUS, 1767)	6-Flecken, rot, ephialtoid	Schweiz
Z. e. albaflavens (VERITY, 1920)	6-Flecken, gelb ephialtoid	Mittelitalien
Z. e. coronillae ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)	6-Flecken, gelb ephialtoid	östliches Niederösterreich, Tschechien, Slowakei
Z. e. peucedani (ESPER, 1780)	5 oder 6 Flecken, rot, peucedanoid (ephialtoid selten)	Nordfrankreich, Deutschland, Böhmen, Österreich, Polen, Russland, Ukraine
Z. e. medusa (PALLAS, 1771)	5 Flecken, rot ephialtoid	Südrussland
Z. e. tymphrestica HOLIK, 1948	6 Flecken, rot ephialtoid (gelb selten)	Mittelgriechenland
Z. e. smolikana NAUMANN & ROSE, 1981	5 oder 6 Flecken, rot, Kombination peucedanoider und ephialtoider Merkmale	Nordwestgriechenland
Z. e. wagneriana REISS, 1929	6-Flecken, rot, peucedanoid	West- und Zentralanatolien
Z. e. senescens STAUDINGER, 1887	6-Flecken, rot, peucedanoid	Östliches Taurusgebirge bis Hazar Gölü (Türkei)

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Westsibirien und von 56° nördlicher Breite bis zum Mittelmeer erstreckt, ungleich verteilt. Rot, peucedanoide Phänotypen kommen überwiegend im Norden und die gelb, ephialtoiden Phänotypen im Süden sowie gemischte Populationen im zentralen und östlichen Bereich des Areals vor. Einige Populationen sind vollständig rot, andere vollständig gelb und einige gemischt rot/gelb, peucedanoid/ephialtoid. Orange Phänotypen kommen nur in gemischten rot/gelb Populationen vor. In Niederösterreich folgt die Trennung roter und gelber Individuen der 9°C Isotherme (REICHL 1958). NAUMANN et al. (1999) schlagen eine systematische Untergliederung der *Zygaena ephialtes* in geographisch determinierte Unterarten vor (Tab. 4).

Die gelben ephialtoiden Phänotypen von *Z. ephialtes* sind sehr ähnlich zu einigen Arten der Gattung *Amata* FABRICIUS, 1807 (Noctuoidea: Arctiidae). So kommt *Z. ephialtes albaflavens* in Mittelitalien als Falter syntop (in demselben Biotop) und synchron (zur gleichen Zeit) mit *Amata phegea* (LINNAEUS, 1758) und *A. ragazzii* (TURATI, 1917) vor (SBORDONI & BULLINI 1971; SBORDONI et al. 1979). Während alle Entwicklungsstadien der *Zygaena*-Arten giftigen Cyanwasserstoff (HCN) freisetzen können (JONES et al. 1962; DAVIS & NAHRSTEDT 1979, 1987), schützen sich die *Amata*-Arten durch Pyrrolizidinalkaloide vor Fraßfeinden (NAUMANN et al. 1999). Dieses räumliche und zeitliche Zusammentreffen von zwei ähnlichen Arten, die beide giftig sind, wird als Müllersche Mimikry bezeichnet. Sie ist nach dem deutschen Johann Friedrich Theodor [„Fritz"] MÜLLER benannt, der anhand von Tagfaltern im Amazonasregenwald dazu folgendes Szenario kalkulierte: In einem Gebiet leben zwei ungenießbare Arten, von der einen 10.000 Individuen, von der anderen 2.000 Individuen. Die in demselben Gebiet lebenden Fressfeinde mögen jährlich 1.200 Individuen einer ungenießbaren Art vertilgen, bis sie sie als solche erkannt haben und meiden. So viel würde jede Art verlieren, wenn sie verschieden wären. Sind sie aber so ähnlich, dass die an einer Art gemachten Erfahrungen auch der anderen zugute kommen (und umgekehrt), so wird die erste Art 1.000 (10 %) und die andere 200 (10 %) Individuen verlieren – erstere also durch die Ähnlichkeit 200 Individuen (2 %), letztere hingegen 1.000 Individuen (50 %) gewinnen (MÜLLER 1878).

Zurück nach Mittelitalien, ins Fioio-Tal. Hier beginnt *A. phegea* Mitte Juni zu fliegen und erreicht am Ende der ersten Julidekade eine Populationsstärke von etwa 300.000 Individuen. Während dieses Höhepunktes der Flugaktivität beginnen die Falter von *A. ragazzii* und *Z. ephialtes* zu schlüpfen. *Amata ragazzii* erreicht eine Populationsstärke von etwa 10.000 Tieren am 15. Juli, während sich *Z. ephialtes* damit bis zur letzten Juliwoche Zeit lässt und mit nur 2.000-3.000 Individuen erscheint. Die Flugaktivität der Falter aller drei Arten geht dann gemeinsam in der ersten Augustdekade zu Ende (SBORDONI et al. 1979). Ausgehend von MÜLLERs Kalkulation (1878) ergibt sich nun folgendes Szenario: Bei einem Gesamtverlust durch Fressfeinde von 10 % würde *A. phegea* 30.000, *A. ragazii* 1.000 und *Z. ephialtes* etwa 250 Individuen verlieren. Aufgrund ihrer Giftigkeit und Ähnlichkeit zueinander gewinnt *A. phegea* jedoch 1.250 Individuen (0,4 %), während die Verluste aufgrund der deutlich größeren Populationsstärke von *A. phegea* bei den beiden anderen Arten gegen Null tendieren würden.

Allerdings hätte *Z. ephialtes* im mittelitalienischen Fioio-Tal auch dann einen Vorteil, wenn sie dort im rotpeucedanoiden Phänotyp auftreten würde, da im gleichen Tal und zur gleichen Zeit verwandte *Zygaena*-Arten vorkommen: *Z. filipendulae* (LINNAEUS, 1758), *Z. transalpina* (ESPER, 1780), *Z. lonicerae* (SCHEVEN, 1777), *Z. romeo* DUPONCHEL, 1835 und *Z. oxytropis* BOISDUVAL, 1828. Diese fünf Arten erreichen Ende Juli zusammen eine Populationsstärke von über 15.000 Faltern. Wird nach dem MÜLLERschen Beispiel (1878) ein Verlust durch Fressfeinde von 1750 Faltern unterstellt, entfallen davon 1.500 auf die *Z. filipendulae*-Gruppe und 250 auf *Z. ephialtes*. Aufgrund ihrer Giftigkeit und Ähnlichkeit zueinander gewinnt die *Z. filipendulae*-Gruppe 250 Individuen (1,6 %), *Z. ephialtes* hingegen 1.500 Individuen (60 %). Auch dies wäre immer noch ein gewaltiger Vorteil, den *Z. ephialtes* in Mittelitalien aus einer solchen Mimikry gewinnen würde, wenngleich nicht von dem Ausmaß wie bei dem gelb-peucedanoiden Phänotyp. Somit erscheint die Farbvariation der *Z. ephialtes* nicht wie anfangs vermutet ein Nachteil, sondern ein beträchtlicher Vorteil zu sein (SBORDONI et al. 1979). Dass in bestimmten Gebieten nur bestimmte Phänotypen von *Z. ephialtes* vorkommen, kann somit durch natürliche Selektion erklärt werden.

Kladogenese I: Die Entstehung neuer Arten

Im vorangegangenen Kapitel wurde anhand von Beispielen gezeigt, dass Arten veränderlich sind. Wie aber entstehen neue Arten? Eine der gängigsten Lehrbuchmeinungen besagt, dass Arten durch allopatrische Artbildung entstehen. Danach kann eine neue Art entstehen, wenn eine Population von ihrer Ausgangspopulation geographisch getrennt wird und dann neue Isolationsmechanismen erwirbt. MAYR (2005) äußert seine Überzeugung, dass neue Arten von Vögeln und Säugetieren ausschließlich durch allopatrische Artbildung entstehen, was die Möglichkeit der sympatrischen Art-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

bildung, dass heißt ohne geographische Isolation, bei anderen Lebewesen jedoch nicht ausschließt. Für Insekten wird sympatrische Artbildung seit dem 19. Jahrhundert für den Fall angenommen, dass eine wirtsspezifische, phytophage Art durch den Wechsel auf eine neue Pflanzenart mit nachfolgender Adapatation entsteht (BERLOCHER & FEDER 2002; DRÈS & MALLET 2002). Der Vorgang der Artbildung, bei dem aus einer Stammart zwei Tochterarten entstehen, erklärt uns, warum es so viele Organismenarten auf unserer Erde gibt: Sie sind durch einen Prozess fortwährender Artbildung entstanden (MAYR 2005). Die fast 270.000 Arten der Landpflanzenarten (LECOINTRE & LEGUYADER 2005) bieten den meist phytophagen Schmetterlingsarten eine große Anzahl von Nischen, die sie besetzen können. Dies erklärt, warum so viele Schmetterlingsarten evolvieren konnten.

Wie schnell aber entstehen neue Arten? Um dies herauszufinden bedarf es spezieller Umstände, die einen eng begrenzten zeitlichen Rahmen für die Entstehung neuer Arten vorgeben. Ein solcher Umstand ist beispielsweise die Entstehung einer vulkanischen Insel im Ozean, deren Erscheinen über der Wasseroberfläche mit geologischen Methoden recht genau datierbar ist. Für die Azoren, Madeira und Kanaren bedeutet dies immer noch, Zeiträume von 1 Million Jahre und weit darüber hinaus in Betracht zu ziehen, auch wenn die Besiedlung durch eine einzelne Art vielleicht erst in deutlich jüngerer Zeit erfolgte (NUSS et al. 1998). Betrachtet man hingegen die Tätigkeit des Menschen, beispielsweise bei der Einfuhr von Kulturpflanzen in Regionen, in denen diese Arten zuvor nicht vertreten waren, trifft man auf Artbildungen, die sich in historisch kurzen Zeiträumen ereigneten.

Schnelle Radiation in der Gattung *Omiodes* auf Hawaii

Die durch Wasser am weitesten isolierte Inselgruppe auf unserer Erde ist der Hawaiiarchipel im Nordpazifik, der etwa 3.800 km entfernt von Nordamerika im Osten als auch von den Marquesasinseln im Süden liegt. Das Alter der einzelnen Hawaiiinseln reicht von weniger als 700.000 bis etwa 6-30 Millionen Jahren und das Gesamtalter des Archipels, von dem viele Inseln durch Erosion schon lange wieder versunken sind, reicht bis 70 Millionen Jahre zurück. Auf diesen Inseln kommen etwa 10.000 endemische Insektenarten vor. Die Erforschung ihrer Stammesgeschichte deutet darauf hin, dass diese vielen Arten auf lediglich 350-400 Vorfahren zurückgehen, welche die riesige Distanz über das Wasser zurücklegten, lebend die Inseln erreichten und hier ihre Nachkommen hinterließen. Ein solches Ereignis erscheint schier außergewöhnlich, aber tatsächlich musste es im Verlauf der letzten 70 Millionen Jahre nur alle 175.000 Jahre einmal stattfinden, um die Existenz der heute auf dem Hawaiiarchipel vorkommenden Arten erklären zu können (HOWARTH & MULL 1992).

Mit der Ankunft der Polynesier auf den Hawaiiinseln vor 1.400-1.200 Jahren (ZIMMERMAN 1958; HURLES et al. 2003) nahm der Mensch Einfluss auf den weiteren Verlauf der Evolution, insbesondere durch die Einfuhr neuer Tier- und Pflanzenarten (KEGEL 2000; HURLES et al. 2003). So brachten die Polynesier die Kulturbanane (*Musa* sp.) mit auf die Inseln. Bis dahin gab es weder die Kulturbanane noch andere Arten der Gattung *Musa* auf den Hawaii-Inseln und es gibt auch keine heimischen Bananenarten auf den Inseln des Zentralpazifiks (ZIMMERMAN 1958, 1960).

Bemerkenswert ist nun, dass heute von den 23 auf dem Archipel endemischen Arten der Gattung *Omiodes* GUENÉE, 1854 (= *Hedylepta* LEDERER, 1863; Pyraloidea: Crambidae: Spilomelinae) die Raupen von fünf Arten ausschließlich an Banane fressen: *O. euryprora* MEYRICK, 1899, *O. fullawayi* SWEZEY, 1913, *O. maia* SWEZEY, 1909, *O. meyricki* SWEZEY, 1907 und *O. musicola* SWEZEY, 1909. Wie lässt sich dies anders erklären, als dass diese Arten nach Einführung der Banane auf dem Archipel, also in weniger als 1.400 Jahren entstanden sind (ZIMMERMAN 1958, 1960)?

Für *Omiodes meyrickii* berichtet SWEZEY (1907) von einer Entwicklungsdauer der sechs Larvenstadien von 25 Tagen sowie des Puppenstadiums von 11 Tagen. Dazu sollten noch 14 Tage für das Eistadium sowie die ersten Tage der Falter bis zur Eiablage addiert werden, was eine Generationszeit von etwa 50 Tagen und für ein Jahr die Entwicklung von sieben Generationen ergibt. Somit haben sich seit Einfuhr der Banane auf den Hawaiiinseln vor 1.400 Jahren etwa 9.800 *Omiodes*-Generationen entwickelt, im Verlauf derer diese fünf an Banane lebenden *Omiodes*-Arten entstanden sind. Damit dürften sie zu den jüngsten Schmetterlingsarten gehören, die wir kennen, doch gemessen an der Anzahl der Generationen sind sie wahrscheinlich sogar älter als der moderne Mensch (*Homo sapiens* LINNAEUS, 1758), der schon vor etwa 150.000-50.000 Jahren entstand (vgl. JOBLING & TYLER-SMITH 2003), mit einem angenommenen mittleren Generationsabstand (Altersunterschied zwischen Eltern und ihren Kindern) von 25 Jahren bislang aber nur etwa 6.000-2.000 Generationen hervorbrachte. Das Alter einer Art ist also etwas sehr Relatives!

Sympatrische Artbildung beim Maiszünsler?

1796 wurde *Ostrinia nubilalis* (Abb. 18) von HÜBNER mit dem deutschen Beinamen „Finsterbrauner Zünsler" aus Deutschland und Ungarn beschrieben (Pyraloidea:

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Crambidae: Pyraustinae). Seine Larven fressen in vielen Pflanzen als Stengelbohrer, wobei unter den einheimischen Arten Beifuß (*Artemisia vulgaris* L.) und Hopfen (*Humulus lupulus* L.) die am häufigsten genutzten Nahrungspflanzen sind (MARTEL et al. 2003). Nach 1492 wurde aus Südamerika der Mais (*Zea mays* L.) nach Europa eingeführt, woraufhin *O. nubilalis* auch diese Pflanze als Larvennahrung annahm, was ihm den deutschen Beinamen Maiszünsler einbrachte. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde *O. nubilalis* nach Amerika eingeschleppt, wo er sich zu einem gefürchteten Schädling entwickelte und jährlich Schäden im Wert von schätzungsweise 1-2 Milliarden Dollar durch Ertragsverluste und Pflanzenschutzmaßnahmen im Mais verursacht (HYDE et al. 2001)[1]. 1957 schreibt HERING über *Ostrinia nubilalis*, dass die Art in Nordamerika ein berüchtigter Maisschädling ist und die in Europa an *Humulus* lebende Form nicht an *Zea* geht. Zumindest für einige Regionen in Mitteleuropa ist bekannt, dass *O. nubilalis* hier erst in jüngster Zeit als Maisschädling auftritt (SCHNEE 2007).

ROELOFS et al. (1985) untersuchten in vier Populationen von *O. nubilalis* in New York die Pheromonbouquets aus den Drüsen weiblicher Individuen. Dazu sammelten sie Larven und Puppen in bivoltinen Populationen mit Flugzeiten im Juni und August sowie univoltinen Populationen mit einer Flugzeit im Juli. Von diesen war (1) eine Population bivoltin und mit dem Pheromon (Z)-11-Tetradecenylacetat ($C_{16}H_{30}O_2$) als primärer Pheromonkomponente sowie dessen Isomer (E)-11-Tetradecenylacetat als sekundärer Komponente ausgestattet (Verhältnis Z / E = 97 : 3), (2) eine Population univoltin Z und (3) zwei gemischte Populationen mit jeweils einem bivoltinen Biotyp, der mit dem E-Pheromon assoziiert ist (Verhältnis E / Z = 99:1) sowie einem univoltinen Biotyp, der mit dem Z-Pheromon assoziiert ist. Sexuelle Isolation basiert auf der stereotypen Reaktion der Männchen auf diese Pheromone, aber die genetische Kompatibilität ist ausreichend, so dass fertile Hybriden in freier Natur gefunden werden (ROELOFS et al. 1987).

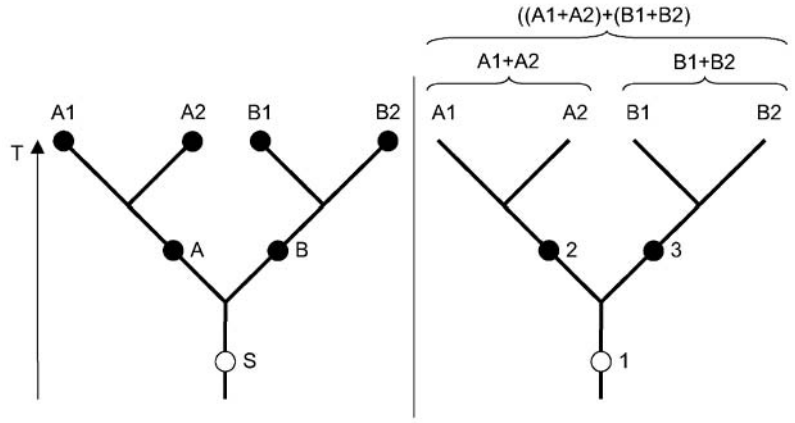

Abb. 24: Einige Grundannahmen der phylogenetischen Systematik. Aus einer Stammart S entstehen im Verlauf der Zeit (T) zwei Tochterarten A und B, sowie aus A zwei Tochterarten A1 und A2 sowie aus B zwei Tochterarten B1 und B2 (links). Um diese verwandtschaftlichen Beziehungen zu rekonstruieren, wird nach Merkmalen, die A1 und A2 von ihrer Stammart A, B1 und B2 von ihrer Stammart B sowie A1, A2, B1 und B2 gemeinsam von der Stammart S geerbt haben, gesucht. Solche Merkmale, die in sich geschlossene Abstammungsgemeinschaften auszeichnen (hier: A1+A2, B1+B2 sowie ((A1+A2)+(B1+B2))), werden als Synapomorphien bezeichnet (1, 2, 3). A1+A2 und B1+B2 sind jeweils Schwesterarten sowie zueinander Schwestergruppen (rechts).

Untersuchungen in Frankreich, basierend auf sechs Enzymen sowie 2294 Basenpaaren des mitochondrialen Genoms, zeigen, dass Individuen des Maiszünslers, deren Larven sich auf Beifuß oder Hopfen entwickelten, eine hohe genetische Übereinstimmung zeigen, während Individuen von Mais von diesen deutlich divergierten (BOURGUET et al. 2000; MARTEL et al. 2003).

Kopulationen zwischen Individuen desselben Pheromontyps fanden deutlich häufiger statt als zwischen den E- und Z-Linien, aber es konnten keine Kopulationen zwischen Z-Weibchen und E-Männchen gefunden werden. Die Z-Weibchen legten ihre Eier fast ausschließlich auf Mais, während die E-Weibchen die Eier bevorzugt, aber nicht ausschließlich auf Beifuß ablegten (BETHENOD et al. 2005).

Diese Befunde belegen, dass sich in weniger als 500 Jahren auf dem Mais eine Wirtsrasse von *Ostrinia nubilalis* entwickelt hat, die von der an Beifuß und Hopfen lebenden Rasse stark isoliert ist. Die Tatsache, dass in der Natur noch Hybride zwischen beiden Rassen gefunden werden belegt aber, dass die reproduktive Isolation noch nicht vollständig ist.

Kladogenese II: Rekonstruktion der Stammesgeschichte

Im vorangegangenen Kapitel wurde anhand von zwei Beispielen gezeigt, wie aus jeweils einer Stammart zwei oder mehrere Tochterarten entstehen und dass dieser zeitlich fortschreitende Prozess von Artbildungen nicht abgeschlossen ist. Daraus lässt sich erkennen, dass die Arten, die heute auf der Erde leben, das Ergebnis vergangener Evolutionsereignisse sind.

Um die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Arten (Stammesgeschichte), die heute auf unserer Erde Leben zu erforschen, bedarf es einer eigenen Methodik,

[1] Eine gegenwärtig in der öffentlichen Diskussion stehende Bekämpfungsmaßnahme ist der Anbau von transgenen Maissorten, die ein proteinkodierendes Gen von *Bacillus thuringiensis* BERLINER 1915 enthalten. Von dem Namen dieses Bakteriums leitet sich die Bezeichnung *Bt*-Mais sowie *Bt*-Protein bzw. *Bt*-Toxin ab. Letzteres ist für die Larven von Käfern, Fliegen und Schmetterlingen giftig und führt beim Maiszünsler zu einem nahezu 100 %igem Bekämpfungserfolg (HYDE et al. 2001).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

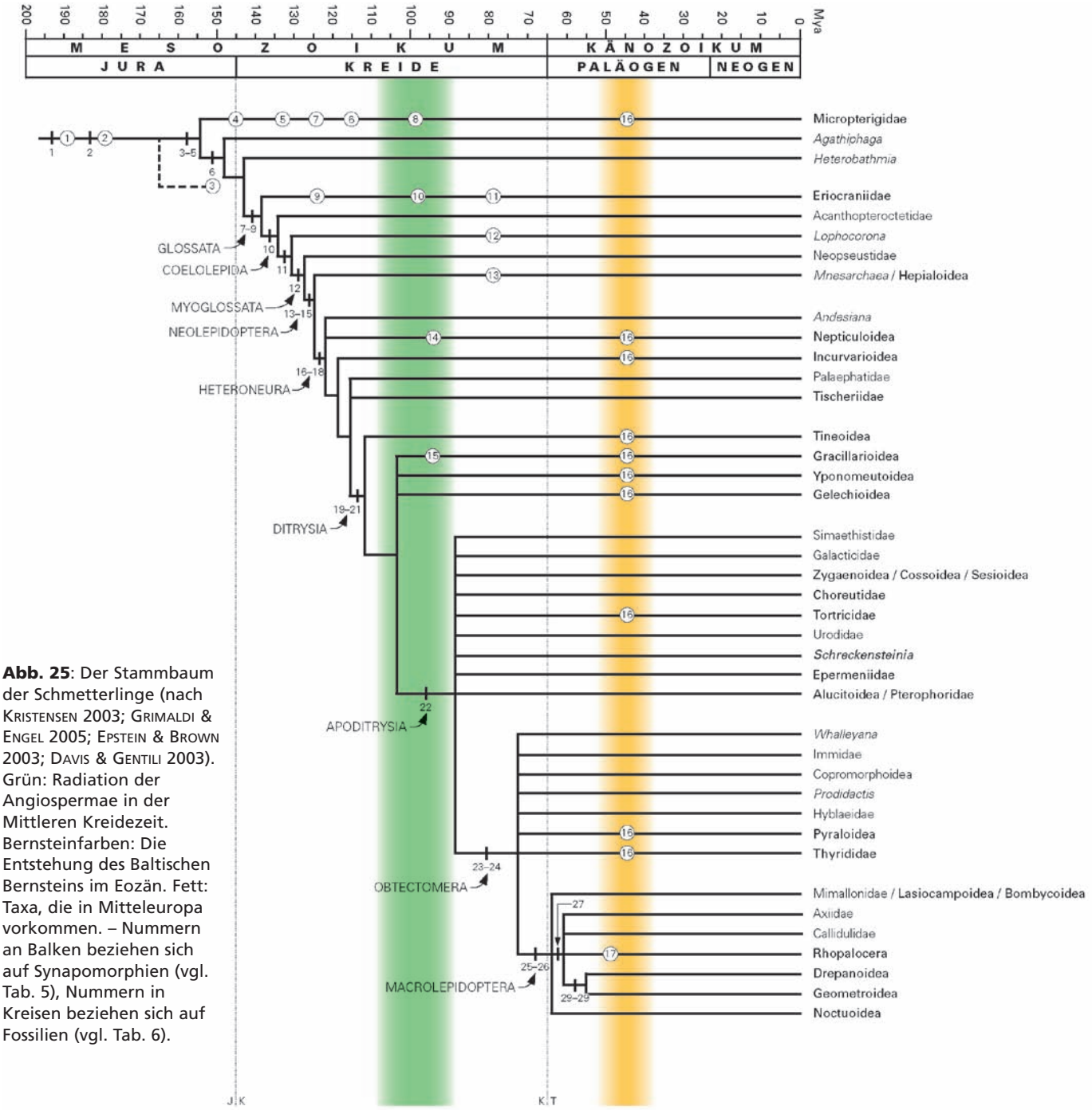

Abb. 25: Der Stammbaum der Schmetterlinge (nach KRISTENSEN 2003; GRIMALDI & ENGEL 2005; EPSTEIN & BROWN 2003; DAVIS & GENTILI 2003). Grün: Radiation der Angiospermae in der Mittleren Kreidezeit. Bernsteinfarben: Die Entstehung des Baltischen Bernsteins im Eozän. Fett: Taxa, die in Mitteleuropa vorkommen. – Nummern an Balken beziehen sich auf Synapomorphien (vgl. Tab. 5), Nummern in Kreisen beziehen sich auf Fossilien (vgl. Tab. 6).

da dieser Prozess nicht wiederholbar ist: er hat eine Vorgeschichte von vielen Millionen Jahren. Die theoretischen Grundlagen für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte, die phylogenetische Systematik, begründete der deutsche Entomologe Willi HENNIG (1950).

Die Erforschung der Stammesgeschichte der Schmetterlinge hat in den letzten Jahrzehnten eine erstaunliche Fülle von Details zutage gefördert. Zusammenfassungen dieses Wissens finden sich bei KRISTENSEN (1998, 2003), GAEDIKE & HÄUSER (2003) sowie GRIMALDI & ENGEL (2005). Seit Ende der 1990er Jahre setzt in diesem Forschungszweig ein großer Umbruch ein: Beruhte die Erforschung der Stammesgeschichte bislang vor allem auf morphologischen Befunden, gewinnen nunmehr molekulargenetische Methoden an Bedeutung (z.B. FRIEDLANDER et al. 1996, 2000; WIEGMANN et al. 2000; CATERINO et al. 2001; REGIER et al. 2001; WIEGMANN et al. 2002; MEGENS et al. 2004; ZAKHAROV et al. 2004; HUNDSDOERFER et al. 2005; WAHLBERG et al. 2005; MITCHELL et al. 2006; WAHLBERG 2006; NAZARI et al. 2007).

Der wissenschaftliche Name Lepidoptera meint Schuppenflügler (griech. λεπης, lepís (Gen.: lepídos) (= Schuppen) und πτερόν, pterón (= Flügel)) und be-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

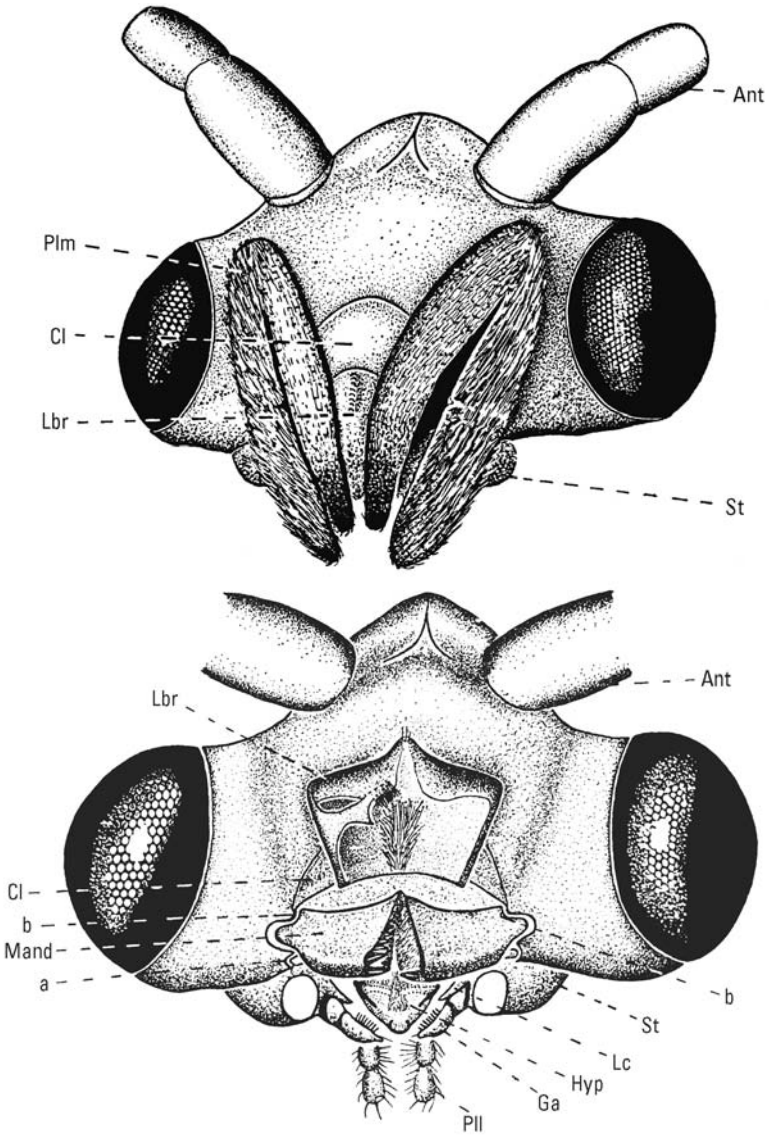

Abb. 26: Kopf von *Micropterix calthella* (LINNAEUS 1761), ohne Beschuppung dargestellt. **Links**: Frontalansicht, etwas schräg von links gesehen; die großen Maxillarpalpen (**Plm**) verdecken Clypeus (**Cl**) und Labrum (**Lbr**). **Rechts**: Frontalansicht ohne Maxillarpalpen. Das Labrum (**Lbr**) ist nach oben geklappt, so dass die Mandibeln (**Mand**) sichtbar werden. Von den Maxillen sind Stipes (**St**), Lacinia (**Lc**) und Galea (**Ga**) sichtbar. Der Hypopharynx (**Hyp**) verdeckt das ventral anliegende Labium (**Lb**), von welchem die Labialpalpen (**Pll**) hervorstehen. **Ant**: Antenne. **a**: primäres Mandibelgelenk. **b**: sekundäres Mandibelgelenk. Aus HANNEMANN 1956, verändert.

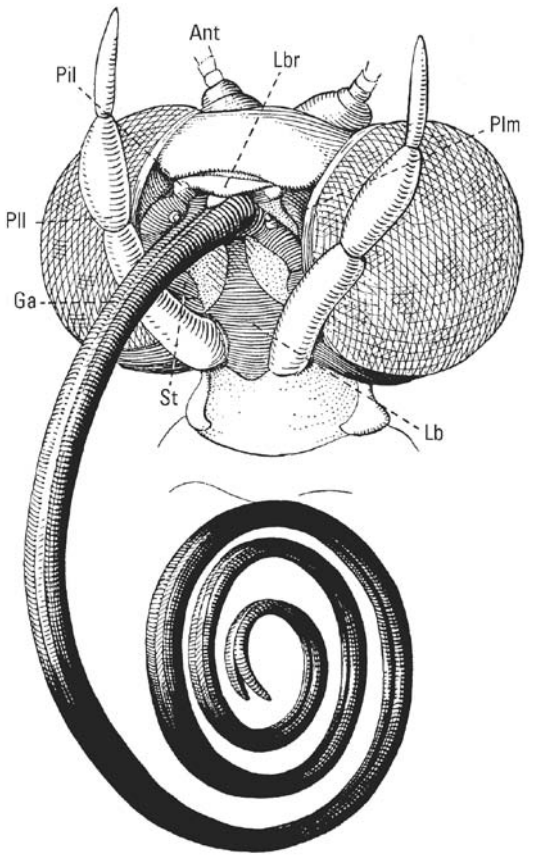

Abb. 27: Kopf von *Pieris brassicae* (LINNAEUS 1758), ohne Beschuppung dargestellt. Abkürzungen wie in Abb. 26, sowie **Pil**: Pilifer. Aus KAESTNER 1973, verändert.

zieht sich auf die Bedeckung der Schmetterlingsflügel mit Schuppen. Schuppen sind modifizierte Setae. Das Vorhandensein von Setae auf den Flügeln ist eine Synapomorphie der Trichoptera + Lepidoptera. Zusammen mit weiteren 19 morphologischen Merkmalen begründet der Besitz von Setae auf den Flügeln das Schwestergruppenverhältnis der Lepidoptera + Trichoptera (= Amphiesmenoptera) (KRISTENSEN 1984; KRISTENSEN & SKALSKI 1998). Im Gegensatz zu den spatelförmigen Schuppen der Schmetterlinge sind die Setae der Trichoptera haarförmig (griech. θρηξ, thrix (Nom.); τριχός, trichós (Gen.)). Spatelförmige Schuppen sind eine Synapomorphie aller Schmetterlinge (von Reduktionen, z. B. bei einigen Psychidae abgesehen) – sie müssen also schon bei der Stammart aller Schmetterlinge vorhanden gewesen sein. 26 weitere Synapomorphien zeichnen die Schmetterlinge als eine natürliche Abstammungsgemeinschaft aus (KRISTENSEN 1984; KRISTENSEN & SKALSKI 1998).

Innerhalb der rezenten Schmetterlinge ist es wie in kaum einer anderen Insektenordnung möglich, die Evolution von generalisierten, beissend-kauenden zu stark abgeleiteten saugenden Mundwerkzeugen zu analysieren (KRISTENSEN 1968).

Die ursprünglichsten Schmetterlinge, in unserer heimischen Natur vertreten durch die „Urmotten" (Micropterigidae) (Abb. 1, 26), besitzen funktionsfähige Mandibeln, mit denen sie Blütenpollen fressen (HANNEMANN 1956; LORENZ 1961). Das Labrum ist gut entwickelt und mit Muskeln inseriert. Es ist an dem Transport des durch die Mandibeln zerquetschten Pollen zum Hypopharynx beteiligt (HANNEMANN 1956; KRISTENSEN 1968).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 5: Bedeutende Synapomorphien in der Rekonstruktion der Phylogenie der Lepidoptera (nach KRISTENSEN 1998; GRIMALDI & ENGEL 2005).

Lepidoptera 1. Körperoberfläche der Adulten mit Schuppen bedeckt (anstatt haarförmiger Setae der Trichoptera) 2. Verlust des medianen Ocellus 3. Tergum 1 stark desklerotisiert 4. Verlust der Cerci 5. Tibia der Vorderbeine an den Innenseiten mit beweglicher Epiphyse
Agathiphaga + *Heterobathmia* + Glossata 6. Verlust der Paraglossae in den adulten Mundwerkzeugen
Glossata 7. Mandibeln der adulten Mundwerkzeuge sind nicht mehr funktionsfähig bzw. gehen verloren; Lacinia reduziert 8. Galeae lang, eine Proboscis (Rüssel) bildend, der in Ruhe gewöhnlich eingerollt ist 9. Larve mit Öffnung der Spinndrüsen an der Spitze eines sklerotisierten Fortsatzes
Coelolepida 10. Hohle Schuppen auf der Flügelfläche (*Agathiphaga* besitzt ebenfalls hohle Schuppen, was als Parallelentwicklung angesehen wird)
Lophocorona + Myoglossata 11. Radius-Ader (versus Rs) im Vorderflügel immer unverzweigt
Myoglossata 12. Rüssel mit innerer Muskulatur
Neolepidoptera 13. Pupae adecticae (Puppe mit immobilen Mandibeln); Pupae obtectae (Beine, Flügel und Rüssel frei an den Körper anliegend und im mobil; Abdominalsegmente immobil, mit Ausnahme von A5-A6 in beiden Geschlechtern und A7 bei den Männchen; bei einigen Arten auch A3-A4 mobil). 14. Puppen dorsal mit nach posterior gerichteten Dornreihen auf den Tergiten 15. Abdominalsegmente 3-6 und 10 der Larven mit Hakenbewehrten Bauchfüßen und Nachschieber.
Heteroneura 16. Verzweigungen der Radius-Adern im Hinterflügel reduziert (Aderung im Vorder- und Hinterflügel verschieden, Name!) 17. Flügelkopplung mit Frenulum und Retinaculum (einstelle eines Jugums bei den basaleren Lepidoptera) 18. Verlust des abdominalen Sternums 1
Ditrysia 19. Weibliche Genitalien mit separaten Oviporus und Ostium bursae; Ductus seminalis verbindet Oviductus und Ductus bursae 20. Lange Apodeme im adulten Abdominalsternit 2 21. Muskeln in der Proboscis mit kurzen Bändern anstatt langen Fasern
Apoditrysia 22. Apodeme des Abdominalsternites 2 verkürzt und mit vergrößerten Ansatzstellen
Obtectomera 23. Pupae obtectae (Beine, Flügel und Rüssel mit dem Körper verbunden; die meisten Abdominalsegmente immobil, A5-A6 meist mobil) 24. Verlust der dorsalen Dornreihen auf den Tergiten der Puppe
Macrolepidoptera 25. Vollständiger Verlust der Ader CuP 26. Hakenkranz der Bauchfüße älterer Larvenstadien in einer Mesalreihe angeordnet („Klammerfüße"; parallel bei Zygaenidae)
Axiidae+ Callidulidae+ Rhopalocera + (Drepanoidea + Geometroidea) 27. Reduktion der Fenestrae laterales im adulten Metathorax
Drepanoidea + Geometroidea 28. Vorderbeine der Puppe überragen anterior die Rüsselbasis 29. Abdominalsegment 10 der Puppe mit dorsaler Querrinne

Bei *Agathiphaga* DUMBLETON, 1952 sind große, von Muskeln inserierte Mandibeln vorhanden, aber ihre Funktion bei den adulten Tieren ist unbekannt. Lediglich die Paraglossae sind bei *Agathiphaga* sowie *Heterobathmia* KRISTENSEN & NIELSEN, 1979 und den Glossata reduziert (KRISTENSEN 1998).

Bei den Eriocraniidae sind die Mandibeln nur noch im Puppenstadium funktionsfähig, um vor dem Schlupf des Imagos die Puppenhülle aufzubeissen. Anschließend histolysieren die Muskeln der Mandibeln und letztere bilden von ihrem Vorderrand bis zur Kopfkapsel ein Kontinuum. Das Labrum ist bei den Eriocraniidae beweglich. Die Lacinia ist reduziert. Die Galeae sind lang und bilden eine Proboscis (Rüssel), die in Ruhe gewöhnlich eingerollt ist. Eriocraniiden sind keine Blütenbesucher. Sie benutzen ihre Proboscis, um Wasser oder Pflanzensaft, der aus Blattverletzungen austritt, aufzusaugen. Die Proboscis der Eriocraniidae ist morphologisch relativ einfach gebaut und besitzt noch keine innere Muskulatur (KRISTENSEN 1984, 1998). Das Vorhandensein einer Proboscis ist das gemeinsame Merkmal aller Glossata. Ihr Name leitet sich von dem griechischen Wort γλωσσα, Glossa (= Zunge) (nicht zu verwechseln mit der Glossa des Labiums!) ab und geht auf FABRICIUS (1775) zurück.

Eine innere Muskulatur der Proboscis ist erst bei den Myoglossata nachweisbar, von denen die basalsten Vertreter lange Muskelfasern aufweisen. Bei den Ditry-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 6: Bedeutende Fossilien (nach KRISTENSEN & SKALSKI 1998; GRIMALDI & ENGEL 2005, verändert).

1. *Archaeolepis mane* aus England, Dorset (WHALLEY 1985)
2. Acht Taxa aus Deutschland, Grimmen (AHNSORGE 2002)
3. *Auliepterix*, *Eolepidopterix*, *Karataunia*, *Paleolepidopterix*, *Protolepis* aus Kasachstan, Karatau (KOZLOV 1989; RASNITSYN 1983)
4. *Auliepterix minima*, Mongolei; *Undopterix sukatshevae* aus Russland, Sibirien (SKALSKI 1979)
5. *Daiopterix olgae* und *D. rasnitsyni* aus Russland, Transbaikal (SKALSKI 1984)
6. *Gracilepterix pulchra*, *Parasabatinca caldasae*, *Undopterix carirensis* aus Brasilien, Santana Formation (MARTINS-NETO & VULCANO 1989)
7. *Parasabatinca aftimacrai*, Libanesischer Bernstein (WHALLEY 1978)
8. *Micropterix pervetus*, Burmesischer Bernstein (COCKERELL 1919)
9. Glossata Larve, Libanesischer Bernstein (GRIMALDI 1996, 1999)
10. Glossata Imago, Burmesischer Bernstein (GRIMALDI et al. 2002)
11. Glossata Larve, Kanadischer Bernstein (MACKAY 1970)
12. *Lophocorona*-ähnliche Motte, Sibirischer Bernstein (KRISTENSEN & SKALSKI 1998)
13. *Mnesarchaea*-ähnliche Motte, Sibirischer Bernstein (SKALSKI 1976)
14. Blattminen von Nepticuliden aus den USA, Dakota Formation (LABANDEIRA et al. 1994)
15. Blattminen von Gracillariiden aus den USA, Dakota Formation (LABANDEIRA et al. 1994)
16. Zahlreiche Fossilien, Baltischer Bernstein (SKALSKI 1990)
17. *Praepapilio*, *Riodinella* aus den USA, Green River Formation (DURDEN & ROSE 1978)

sia ist die innere Muskulatur der Proboscis in zahlreiche kurze Bänder unterteilt (KRENN & KRISTENSEN 2004). Abbildung 27 zeigt die Mundwerkzeuge des Großen Kohlweißlings *Pieris brassicae* (LINNAEUS, 1758) (Ditrysia: Rhopalocera).

Die Analyse der Merkmalsunterschiede der Mundwerkzeuge sowie weiterer Merkmalsunterschiede der Lepidoptera ermöglicht die Rekonstruktion eines Stammbaums, der die Evolution der Lepidoptera widerspiegelt. Ein solcher Stammbaum, der auf zahlreichen morphologischen Merkmalsänderungen basiert, ist in Abbildung 25 gezeigt. Erste molekulare Untersuchungen bestätigen teilweise das mit morphologischen Merkmalen rekonstruierte Szenario der frühen Evolution der Schmetterlinge, doch steht eine Erweiterung des Datensatzes, um eine bessere phylogenetische Auflösung zu erreichen, noch aus (WIEGMANN et al. 2002).

Datierung von Stammbäumen

Ein auf morphologischen, molekularen und/oder anderen Merkmalen basierender Stammbaum zeigt die Verwandtschaftsverhältnisse seiner terminalen Taxa an (in der Abb. 25 z. B. Micropterigidae, *Agatiphaga*, *Heterobathmia* usw.). Um jedoch das Alter einzelner Stammlinien zu ermitteln, werden fossile Belege benötigt, die aufgrund ihres Fundortes eindeutig datiert und aufgrund noch vorhandener Merkmale eindeutig einer bestimmten Stammlinie zugeordnet werden können. Für die Lepidoptera gibt es im Vergleich zu anderen Insektenordnungen leider nur sehr wenige Fossilien, insbesondere solche, die aus den Epochen vor dem Paläogen stammen, sind sehr rar (KRISTENSEN & SKALSKI 1998). Das älteste Fossil, das eindeutig den Lepidoptera zugeordnet werden kann, ist *Archaeolepis mane* aus dem frühen Jura (WHALLEY 1985). Bis zur Radiation der Blütenpflanzen in der mittleren Kreidezeit (LABANDEIRA et al. 1994; GRIMALDI 1999) liegen zwar nicht für alle basalen Gruppen der Lepidoptera Fossilbelege vor, doch immerhin liegen aus der Zeit von vor 97 Millionen Jahren fossilisierte Minen aus breitblättrigen Angiospermae vor, die den Gattungen *Stigmella* SCHRANK, 1802 und *Ectoedemia* BUSCHK, 1907 (Nepticulidae) sowie den Phyllocnistinae (Gracillariidae) zugeordnet werden können (LABANDEIRA et al. 1994). Damit ist belegt, dass Lepidopterenlarven bereits während der Radiation der Blütenpflanzen diese als Nahrungsquelle erschlossen hatten. Mit dem Nachweis von Gracillariiden-Minen in der Kreidezeit ist außerdem die Existenz der Ditrysia aus der Zeit der Radiation der Blütenpflanzen belegt. Hier sei an die weit entwickelte Proboscis der Ditrysia erinnert, die eine innere Muskulatur aufweist, welche in zahlreiche kurze Bänder strukturiert ist (KRENN & KRISTENSEN 2004) und möglicherweise eine wichtige Vorrausetzung für die Koevolution der Lepidoptera als Blütenbestäuber auf der einen und der Blütenpflanzen auf der anderen Seite darstellte. Sowohl die Angiospermae als auch die Ditrysia gehören rezent zu den artenreichsten Organismengruppen: die Angiospermae mit etwa 234.000 Arten (LECOINTRE & LEGUYADER 2005) sowie die Ditrysia mit etwa 168.00 Arten (KRISTENSEN 1998).

Während des Paläogens, im Eozän, war die Zeit der „Bernsteinwälder". Das von den Kiefern (*Pinus succinifera* GOEPP.) herabtropfende Harz konservierte Pflanzen- und Tierreste aus dieser Epoche (WEITSCHAT & WICHARD 1998) und hinterließ etwa 500 bekannt gewordene Einschlüsse von Lepidoptera im Baltischen Bernstein (KRISTENSEN & SKALSKI 1998). So umfangreich dieser fossile Nachweis aus dem Eozän auch ist, für die Datierung der Stammlinien der Lepidoptera ist er nur bedingt geeignet, da zu dieser Zeit die Großgruppen der Lepidoptera bereits existierten (vgl. Abb. 25). Viele Einschlüsse im Baltischen Bernstein zeigen Lepidoptera, die in ihrer Gestalt zu heutigen Arten so ähnlich sind, dass sie sogar rezenten Gattungen zugeordnet werden können, soweit entsprechende Merkmale sichtbar sind (vgl. z. B. NAUMANN et al. 1999 für Zygaenidae).

Eine weitere Möglichkeit, Stammbäume zu datieren, bieten die molekularen Uhren (ZUCKERKANDL & PAULING 1965). Sie werden benutzt, um den Zeitpunkt der Aufspaltung zweier Arten von einem gemeinsamen Vorfahren zu bestimmen und um die Evolutionsdauer abzuschätzen. Ihr Takt wird durch die Mutationen in der

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

DNS-Sequenz vorgegeben und je mehr Mutationen vorliegen, desto länger ist die Entwicklungszeit einer Stammlinie. Schwierig ist es jedoch, die Mutationsrate zu bestimmen und damit die Ganggeschwindigkeit der Uhr zu kalibrieren, da die Mutationsrate sowohl zwischen verschiedenen Proteinen als auch zwischen verschiedenen Arten variieren kann (AYALA 1997). Voraussetzung, um die Mutationsrate der DNS als Zeitmaß nutzen zu können ist jedoch, dass zumindest einige wenige Fossilien in der jeweiligen Organismengruppe zur Kalibrierung zur Verfügung stehen (DOUZERY et al. 2003).

Molekulare Uhren wurden bereits mehrfach verwendet, um das Alter einzelner Teilgruppen der Lepidoptera zu ermitteln, wobei die Ergebnisse zum Teil widersprüchlich zu bestehenden Hypothesen sind. So wird basierend auf molekularen Uhren für die Rhopalocera ein deutlich älterer Ursprung, vor etwa 100 Millionen Jahren in der Kreidezeit (NAZARI et al. 2007) sowie für die Nymphalidae, einer Teilgruppe Rhopalocera, ein Alter von mehr als 70 Millionen Jahren errechnet (WAHLBERG 2006).

Artbildung durch Hybridisierung

Fast alle phylogenetischen Hypothesen, die gegenwärtig in der Zoologie Bestand haben, beruhen auf der Annahme, dass neue Arten durch die Aufspaltung einer Stammart in zwei Tochterarten entstehen. Dass neue, sich sexuell fortpflanzende Tierarten durch Hybridisierung entstehen, wurde bislang abgelehnt (MAYR 2005). Allerdings konnten SALAZAR et al. (2005) und MAVÁREZ et al. (2006) zeigen, das die in Kolumbien vorkommende Art *Heliconius heurippa* (HEWITSON, 1853) ein Hybrid aus den Arten *H. cydno* (DOUBLEDAY, 1847) und *H. melpomene* (LINNAEUS, 1758) ist. *H. heurippa* hat eine zu *H. cydno* und *H. melpomene* intermediäre Flügelzeichnung. Den Autoren gelang die Kreuzung der beiden letztgenannten Arten, und schon nach zwei Generationen zeigte die Hybridart die für *H. heurippa* charakteristische Flügelzeichnung.

Erzwungene Kreuzungsversuche weiblicher *H. heurippa* mit männlichen *H. cydno* und *H. melpomene* mislangen und männliche *H. heurippa* paarten sich 10 x mehr mit *H. heurippa*-Weibchen als mit den Weibchen von *H. cydno* und *H. melpomene*. Hatten die Falter bei der Paarung freie Wahl, erfolgten Kreuzungen zwischen *H. heurippa* und *H. cydno* zu weniger als 10 %, sowie zwischen *H. heurippa* und *H. melpomene* zu weniger als 25 %. Diese assortative Paarung, in Kombination mit geographischer Isolation von *H. cydno* und postzygoter Isolation von *H. melpomene* beförderten die Artbildung von *H. heurippa* durch homoploide Hybridisierung. MALLET et al. (2007) bestätigen diese Ergebnisse und weisen darauf hin, dass in der Gattung *Heliconius* 26-29 % der Arten in freier Natur interspezifische Hybriden hervorbringen.

Dass Hybridisierung bei Schmetterlingsarten in der Natur möglicherweise häufiger vorkommt, als bislang angenommen, deuten auch Ergebnisse an europäischen Rhopalocera (GUILLAUMIN & DESCIMON 1976) sowie nordamerikanischen *Papilio* (SPERLING 1990) an.

Ausblick

Ein Meilenstein in der gegenwärtigen Erforschung der Evolution der Schmetterlinge ist die Bewilligung von Finanzmitteln durch die National Science Foundation in den USA (Assembling the Tree of Life 2005; MITTER & WELLER 2006). Im Rahmen dieses Projektes werden 24 Kerngene (18kb) von 250 Exemplaren aus 126 Familien der Lepidoptera sequenziert und mittels Analyse dieser Daten Stammbäume berechnet. Die Ergebnisse dieser Forschungsarbeiten dürfen mit Spannung erwartet werden, versprechen sie doch die Auflösung vieler noch ungeklärter Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Lepidoptera und möglicherweise lassen sie die eine oder andere bestehende Hypothese in einem neuen Licht erscheinen.

So groß und wichtig dieses Forschungsprojekt auch sein mag, es nimmt sich bescheiden aus im Vergleich zu der riesigen Anzahl jener Arten, die mit der flüchtigen Beschreibung einiger weniger morphologischer Merkmale und der Vergabe eines Namens lediglich in die wissenschaftliche Literatur eingeführt worden sind und über die, abgesehen von der Herkunft der Typenexemplare, nichts weiter bekannt ist sowie die nur schätzbare Anzahl jener Arten, die der Wissenschaft noch gänzlich unbekannt sind. In der Einleitung wurde gezeigt, dass ihre Erforschung noch Jahrhunderte in Anspruch nehmen wird. Die Beispiele des Birkenspanners *Biston betularia* und des Blutströpfchens *Zygaena ephialtes* mögen veranschaulicht haben, wie viele interessante Aspekte die Erforschung einer einzigen Art zutage fördern kann und dass der daraus erzielte Erkenntnisgewinn weit über das, was eine Art an sich betrifft, hinausgehen kann.

Und die *Omiodes*-Arten auf Hawaii? Bereits ZIMMERMAN (1958) erwähnt, dass die 23 auf Hawaii endemischen *Omiodes*-Arten stark von fremdländischen Parasitoiden befallen werden und aufgrund dessen viele dieser Arten nur noch sehr selten gefunden werden. Von den fünf Arten, die innerhalb der letzten 1.400 Jahre auf den von den Polynesiern eingeführten Bananen evolvierten, gelten *O. euryprora*, *O. fullawayi*, *O. meyrickii* und *O. musicola* als ausgestorben (HAINES et al. 2004). Sollten diese Arten nicht wieder entdeckt werden, wird die eingehende Erforschung einer der jüngsten bekannten Ra-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

diationen der Lepidoptera nicht mehr möglich sein. Jenen Biologen, die sich mit welchem Thema auch immer der Erforschung der Lepidoptera widmen, sollte es daher ein besonderes Bedürfnis sein, sich für den Erhalt der Artenvielfalt der Lepidoptera einzusetzen.

Zusammenfassung

Die Evolution der Lepidoptera wird anhand publizierter Beispiele beschrieben. Es wird auf das große Vermehrungspotential (*Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813)) und die Veränderlichkeit von Arten (*Biston betularia* (LINNAEUS, 1758), *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767)) eingegangen, um das Wirken der natürlichen Selektion zu veranschaulichen. Dabei stehen der Industriemelanismus des Birkenspanners sowie die Vererbung phänotypischer Merkmale bei *Zygaena ephialtes* nach den Mendelschen Regeln und die Bildung Müllerscher Mimikry im Mittelpunkt. Zwei Beispiele sehr junger Artbildungsprozesse werden beschrieben: die Radiation in der Gattung *Omiodes* GUENÉE, 1854 auf Hawaii innerhalb der letzten 1.400 Jahre sowie die Entstehung von Wirtspflanzenrassen bei *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER, 1796) innerhalb der letzten 500 Jahre. Am Beispiel der Evolution der Mundwerkzeuge wird die Stammbaumrekonstruktion der Lepidoptera erläutert und darauf aufbauend die Datierung einzelner Evolutionsereignisse mit Fossilien und molekularen Uhren dargestellt. Beruhte die zoologische Evolutionsforschung bislang ausschließlich auf der Annahme, dass neue Arten durch die Aufspaltung einer Stammart in zwei Tochterarten entstehen, weisen neue Forschungsergebnisse über *Heliconius* KLUK, 1802 auch auf Artbildung durch homoploide Hybridisierung hin. Es wird nachgewiesen, dass die Erforschung der Schmetterlinge noch mehrere Jahrhunderte in Anspruch nehmen wird, um die meisten der auf der Erde lebenden Arten zu entdecken und ihre Lebensweise kennen zu lernen, während durch die Tätigkeit des Menschen die Existenz vieler Arten bereits stark gefährdet ist und einige für die Wissenschaft besonders interessante Arten bereits als ausgestorben gelten.

Danksagung

Für Diskussionen zur Evolution der Lepidoptera gilt mein ganz besonderer Dank meinen Kollegen Christian SCHMIDT und Francesca VEGLIANTE. Bernard LANDRY (Genf), Geoff MARTIN (London) und Heinz SCHNEE (Großpösna) unterstützten meine Arbeit mit wertvollen Literaturhinweisen. Den Herren Günter EBERT (Karlsruhe; Foto 21 C), Thomas KEIL (Dresden; Fotos 11-12) und Peter LICHTMANNECKER (Adlkofen; (Fotos 1-10, 14-19, 21 A, B) danke ich für die Bereitstellung von Fotos sowie Markward FISCHER (Dresden) für die technische Bearbeitung sämtlichen Bildmaterials.

Literatur

ANSORGE J. (2002): Revision of the „Trichoptera" described by Geinitz and Handlirsch from the Lower Toarcian of Dobbertin (Germany) based on new material. — Nova Supplementa Entomologica **15**: 55-74.

ARBOGAST R.T. (2006): A wild strain of *Plodia interpunctella* (HÜBNER) (Lepidoptera: Pyralidae) from farm-stored maize in South Carolina: Development under different temperature, moisture, and dietary conditions. — Journal of Stored Products Research **43** (2): 160-166.

Assembling the Tree of Life (AToL) (2005): URL: http://atol.sdsc.edu./index.htm

AYALA F.J. (1997) Vagaries of the molecular clock. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **94**: 7776-7783.

BALDIZZONE G., LANDRY J.-F. & H. VAN DER WOLF (2006): Coleophoridae, Coleophorinae (Lepidoptera). — World Catalogue of Insects 8. Apollo Books, Stenstrup: 1-171.

BECCALONI G.W., SCOBLE M.J., ROBINSON G.S. & B. PITKIN (Hrsg.) (2003): The Global Lepidoptera Names Index (LepIndex). — http://www.nhm.ac.uk/entomology/lepindex [besucht: 22.07.2006]

BERLOCHER S.H. & J.L. FEDER (2002): Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving beyond controversy? — Annual Review of Entomology **47**: 773-815.

BETHENOD M.-T., THOMAS Y., ROUSSET F., FRÉROT B., PÉLOZUELO L., GENESTIER G. & D. BOURGUET (2005): Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* HÜBNER. II: assortative mating and host-plant preferences for oviposition. — Heredity **94**: 264-270.

BOURGUET D., BETHENOD M.T., TROUVÉ C. & F. VIARD (2000): Host-plant diversity of the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: what value for sustainable transgenic Bt maize? — Proceedings of the Royal Society of London (B) **267**: 1177-1184.

BOVEY P. (1934): Recherches génétiques sur *Zygaena ephialtes* L. Résultats de croisements entre *Zygaena ephialtes* L. et sa variété peucedani Esp.: F_1, F_2 et croisements de retour. — Revue Suisse de Zoologique **41** (24): 397-403.

BOVEY P. (1941): Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L. — Revue Suisse de Zoologique **48** (1): 1-90, 1 Karte, 1 Taf.

BOVEY P. (1948): Déterminisme génétique des formes orange chez *Zygaena ephialtes* (L.). — Archiv der Julius Klaus Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene **23** (3/4): 499-502.

BOVEY P. (1966): Le problème des formes orange chez *Zyg. ephialtes* L. — Revue Suisse de Zoologique **73** (fasc. 2, no. 9): 193-218, 1 Taf.

BRAKEFIELD P.M. & T.G. LIEBERT (2000): Evolutionary dynamics of declining melanism in the peppered moth in The Netherlands. — Proceedings of the Royal Society of London (B) **267**: 1953-1957.

BROWN J.W. (2005): Tortricidae (Lepidoptera). — World Catalogue of Insects 5. Apollo Books, Stenstrup: 1-741.

BURGEFF H. (1921): Polymorphismus und Erblichkeit bei *Zygaena ephialtes* (L.). — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt a.M. **35**: 21-22, 26, 31, 35, 38-40, 43-44.

CAMPBELL J.F. & R.T. ARBOGAST (2004): Stored-product insects in a flour mill: population dynamics and response to fumiga-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

tion treatments. — Entomologia Experimentalis et Applicata **112** (3): 217-225.

CATERINO M.S., REED R.D., KUO M.M. & F.A.H. SPERLING (2001): A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). — Systematic Biology **50**: 106-127.

CLEVE K. (1970): Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen im Laufe der letzten hundert Jahre. — Zeitschrift für angewandte Entomologie **65**: 371-378.

COCKERELL T.D.A. (1919): Two interesting insects in Burmese amber. — Entomologist **52**: 193-195.

COOK L.M. (2000): Changing views on melanic moths. — Biological Journal of the Linnean Society **69**: 431-441.

COOK L.M. (2003): The rise and fall of the carbonaria form of the peppered moth. — Quarterly Review of Biology **78**: 399-417.

COOK L.M., DENNIS R.L.H. & M. DOCKERY (2004): Fitness of insularia morphs of the peppered moth *Biston betularia*. — Biological Journal of the Linnean Society **82**: 359-366.

COOK L.M., DENNIS R.L.H. & G.S. MANI (1999): Melanic morph frequency in the peppered moth in the Manchester area. — Proceedings of the Royal Society of London (B) **266**: 293-297.

COOK L.M., RILEY A.M. & I.P. WOIWOD (2002): Melanic frequencies in three species of moths in post industrial Britain. — Biological Journal of the Linnean Society **75**: 475-482.

DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — John Murray, London. [URL: http://www.literature.org/authors/darwin-charles/the-origin-of-species/index.html]

DAVIS D.R. & P. GENTILI (2003): Andesianidae, a new family of monotrysian moths (Lepidoptera: Andesianoidea) from austral South America. — Invertebrate Taxonomy **17**: 15-26.

DAVIS R.H. & A. NAHRSTEDT (1979): Linamarin and lotaustralin as the source of cyanide in *Zygaena filipendulae* L. (Lepidoptera). — Comparative Biochemistry and Physiology **64 B**: 395-397.

DAVIS R.H. & A. NAHRSTEDT (1987): Biosynthesis of cyanogenic glucosides in butterflies and moths. Effective incorporation of 2-methylpropanenitrile and 2-methylbutanenitril into linamarin and lotaustralin by *Zygaena* and *Heliconius* species (Lepidoptera). — Insect Biochemistry **17**: 689-693.

DOUZERY E.J.P., DELSUC F., STANHOPE M.J. & D. HUCHON (2003): Local molecular clocks in three nuclear genes: divergence times for rodents and other mammals, and incompatibility among fossil calibrations. — Journal of Molecular Evolution **57**: S201-S213.

DRÈS M. & J. MALLET (2002): Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. — Proceedings of the Royal Society of London (B) **357**: 471-492.

DRYJA A. (1959): Badania nad polimorfizmem Krasnika Zmiennego (*Zygaena ephialtes* L.). — Warschau: 1-403, 7 Taf.

DURDEN C.J. & H. ROSE (1978): Butterflies from the Middle Eocene. The earliest occurrence of fossil Papilionoidea (Lepidoptera). — Pearce Sellards Series (Texas Memorial Museum, Austin) **29**: 1-25.

EDLESTON R.L. (1865): *Amphydasis betularia*. — Entomologist **2** (10): 150.

EDWARDS M.A. (Hrsg.) (1990): Zoological Record 1989/1990. Insecta Part D: Lepidoptera. — BIOSIS Philadelphia & London. xx + 1-350.

EDWARDS M.A. (Hrsg.) (1991): Zoological Record 1990/1991. Insecta Part D: Lepidoptera. — BIOSIS Philadelphia & London. xxvii + 1-584.

EPSTEIN M.E. & J.W. BROWN (2003): Early stages of the enigmatic *Prodidactis mystica* (MEYRICK) with comments on its new family assignment (Lepidoptera: Prodidactidae). — Zootaxa **247**: 1-16.

FABRICIUS J. C. 1775: Systema entomologicae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. — Kortii, Flensburgi et Lipsiae. i-xxx + 1-832.

FRIEDLANDER T.P., REGIER J.C., MITTER C. & D.L. WAGNER (1996): A nuclear gene for higher level phylogenetics: phosphoenolpyruvate carboxykinase tracks mesozoic-age divergences within Lepidoptera (Insecta). — Molecular Biology and Evolution **13**: 594-604.

FRIEDLANDER T.P., REGIER J.C., MITTER C., WAGNER D.L. & Q.Q. FANG (2000): Evolution of heteroneuran Lepidoptera (Insecta) and the utility of dopa decarboxylase for Cretaceous age phylogenies. — Zoological Journal of the Linnean Society **130**: 213-234.

GAEDIKE R. & C.L. HÄUSER (2003): Ordnung Lepidoptera, Schmetterlinge. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), Insecta. – Lehrbuch der Speziellen Zoologie **1** (5). — Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg und Berlin: 672-733.

GRANT B.S. (2004): Allelic melanism in American and British Peppered Moths. — Journal of Heredity **95** (2): 97-102.

GRANT B.S. & L.L. WISEMAN (2002): Recent history of melanism in American peppered moths. — Journal of Heredity **93**: 86-90.

GRIMALDI D.A. (1996): Amber. Window to the past. — Abrams, New York and American Museum of Natural History, New York: 1-216.

GRIMALDI D.A. (1999): The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. — Annals of the Missouri Botanical Garden **86**: 373-406.

GRIMALDI D.A., ENGEL M.S. & P.C. NASCIMBENE (2002): Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its discovery, biotic diversity, and palaeontological significance. — American Museum Novitates **3361**: 1-72.

GRIMALDI D.A. & M.S. ENGEL (2005): Evolution of the insects. — Cambridge University Press. i-xvi + 1-755.

GUILLAUMIN M. & H. DESCIMON (1976): La notion d'espèce chez les lépidoptères. — In: BOCQUET C., Les Problèmes de l'Espèce dans le Règne Animal. — Société zoologique de France, Paris.

HAINES W.P., GIFFIN J. & D. FOOTE (2004): Rediscovery of five species of *Omiodes* GUENÉE (Lepidoptera: Crambidae) on Hawai'i Island. Bishop Museum Occasional Papers **79**: 45-49.

HANNEMANN H.-J. (1956): Die Kopfmuskulatur von *Micropteryx* [sic] *calthella* (L.) (Lep.). Morphologie und Funktion. — Zoologische Jahrbücher. Zeitschrift für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere **75**: 177-206.

HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag, Berlin: 1-370.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

HERING E.M. (1957): Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. — Dr. W. Junk, 's-Gravenhage.

HOOPER J. (2003): Of moths and men: An evolutionary tale. The untold story of science and the peppered moth. — W.W. Norton & Company, New York & London. xx + 377 pp.

HOWARTH F.G. & W.P. MULL (1992): Hawaiian insects and their kin. — Honolulu, University of Hawaii Press: 1-160.

HÜBNER J. (1796-1833 [imprint „1796"]): Die Zünsler; nach der Natur geordnet, beschrieben und vorgestellt (continued by C. Geyer). – Sammlung europäischer Schmetterlinge **6**. Augsburg: [i]-[iv], [i-ii], [i-ii], 1-30, [i-ii], [i-ii], pls. 1-32.

HUNDSDOERFER A.K., KITCHING I.J. & M. WINK (2005): A molecular phylogeny of the hawkmoth genus *Hyles* (Lepidoptera: Sphingidae, Macroglossinae). — Molecular Phylogenetics and Evolution **35**: 442-458.

HURLES M.E., MATISOO-SMITH E., GRAY R.D. & D. PENNY (2003): Untangling oceanic settlement: the edge of the knowable. — Trends in Ecology and Evolution **18** (10): 531-540.

HYDE J., MARTIN M.A., PRECKEL P.V & C.R. EDWARDS (2001): The economics of bt corn: Adoption implications. — Purdue University Cooperative Extension Service, West Lafayette, Indiana. ID 219. [URL: http://www.ces.purdue.edu/extmedia/ID/ID-219.pdf]: 1-12.

International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (2000): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. — Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (N.F.) **34**: 1-232. (offizieller deutscher Text).

JOBLING M.A. & C. TYLER-SMITH (2003): The human y-chromosome: An evolutionary marker comes of age. — Nature Reviews Genetics **4**: 598-612.

JONES D.A., PARSONS J. & M. ROTHSCHILD (1962): Release of hydrocyanic acid from crushed tissues of all stages in the life-cycle of species of the Zygaeninae (Lepidoptera). — Nature **193**: 52-53.

KAESTNER A. (1973): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose. 3. Teil B. — Gustav Fischer Verlag, Jena.

KEGEL B. (2000): Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen. — Ammann Verlag, Zürich.

KETTLEWELL H.B.D. (1961): The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. — Annual Review of Entomology **6**: 245-262.

KOZLOV M.V. (1989): New Lepidoptera (Papilionoidea) from Upper Jurassic and Lower Cretaceous. — Palaeontologicheskiy Zhurnal **4**: 37-42 (in Russisch).

KRENN H.W. & N.P. KRISTENSEN (2004): Evolution of proboscis musculature in Lepidoptera. — European Journal of Entomology **101**: 565-575.

KRISTENSEN N.P. (1968): The morphological and functional evolution of the mouthparts in adult Lepidoptera. — Opuscula Entomologica **33**: 1-2.

KRISTENSEN N.P. (1984): Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera. — Steenstrupia **10**: 141-191.

KRISTENSEN N.P. (Hrsg.; 1998): Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, systematics, and biogeography. — In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 35. Walter de Gruyter, Berlin.

KRISTENSEN N.P. (Hrsg.; 2003): Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 2: Morphology, physiology and development. — In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 36. Walter de Gruyter, Berlin.

KRISTENSEN N.P. & A.W. SKALSKI (1998): Palaeontology and phylogeny: pp. 7-25. — In: KRISTENSEN N.P. (Hrsg.), Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, systematics, and biogeography. In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 35. Walter de Gruyter, Berlin.

LABANDEIRA C.C., DILCHER D.L., DAVIS D.R. & D.L. WAGNER (1994): Ninety-seven million years angiosperm-insect association: Palaeobiological insights into the meaning of of coevolution. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **91**: 12278-12282.

LECOINTRE G. & H. LE GUYADER (2005): Biosystematik. Alle Organismen im Überblick. — Springer, Berlin und Paris. XII + 1-696.

LEES D.R. (1981): Industrial melanism: Genetic adaptation of animals to air pollution. — In: BISHOP J.A. & L.M. COOK, Genetic consequences of man made change. — Academic Press, London: 129-176.

LINNAEUS C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. — Laurentii Salvii, Holmiae. 1-824.

LORENZ R.E. (1961): Biologie und Morphologie von *Micropterix calthella* (L.). — Deutsche entomologische Zeitschrift (N.F.) **8** (1-2): 1-23.

MACKAY M.R. (1970): Lepidoptera in Cretaceous amber. — Science **167**: 379-380.

MAJERUS M.E.N. (1998): Melanism: evolution in action. — Oxford University Press: 1-338.

MAJERUS M.E.N., BRUNTON C.F.A. & J. STALKER (2000): A bird's eye view of the peppered moth. — Journal of Evolutionary Biology **13**: 155-159.

MALLET J., BELTRÁN M., NEUKIRCHEN W. & M. LINARES (2007, im Druck): Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum. — BMC Evolutionary Biology **7**: 28.

MALTHUS T. (1798): An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers. — Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London. [URL: http://www.esp.org]: 8 + 1-126

MARTEL C., RÉJASSE A., ROUSSET F., BETHENOD M.T. & D. BOURGUET (2003): Host-plant-associated genetic differenciation in northern french populations of the European corn borer. — Heredity **90**: 141-149.

MARTINS-NETO R.G. & M.A. VULCANO (1989): Amphiesmenoptera (Lepidoptera + Trichoptera) na Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do raripe, Nordeste do Brasil. I – Lepidoptera (Insecta). — Anais de Academia Brasileira de Ciencias **61**: 459-466.

MAVÁREZ J., SALAZAR C.A., BERMINGHAM E., SALCEDO C., JIGGINS C.D. & M. LINARES (2006): Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. — Nature **441**: 868-871.

MAYR E. (2005): Das ist Evolution. — Goldmann, München: 1-378.

MEGENS H.-J., VAN MOORSET C.H.M., PIEL W.H., PIERCE N.E. & R. DE JONG (2004): Tempo of speciation in a butterfly genus from Southeast Asian tropics, inferred from mitochondrial and nuclear DANN sequence data. — Molecular Phylogenetics and Evolution **31**: 1181-1196.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

MENDEL J.G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. — Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn **4**, Abhandlungen 1865. [URL: http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d08_mend/mendel.htm]: 3-47

MIKKOLA K. (1979): resting site selection of *Oligia* and *Biston* moths (Lepidoptera: Noctuidae and Geometridae). — Annales Entomologici Fennici **45** (3): 81-87.

MITCHELL A., MITTER C. & J.C. REGIER (2006): Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae Noctuoidea): evidence from two protein-coding nuclear genes. — Systematic Entomology **31** (1): 21-46.

MITTER C. & S. WELLER (2006): Phylogeny of Lepidoptera.: A genomics-inspired, community collaboration. — URL: http://leptree.net.

MÜLLER J.F.T. (1878): Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. — Zoologischer Anzeiger **1** (3): 54-55.

NANSEN C., PHILLIPS T.W. & S. SANDERS (2004): Effects of height and adjacent surfaces on captures of Indian meal moth (Lepidoptera: Pyralidae) in pheromone-baited traps. — Journal of Economic Entomology **97** (4): 1284-1290.

NAUMANN C.M., TARMANN G.M. & W.G. TREMEWAN (1999): The Western palaearctic Zygaenidae (Lepidoptera). — Apollo Books, Stenstrup: 1-304.

NAZARI V., ZAKHAROV E.V. & F.A.H. SPERLING (2007): Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes. — Molecular Phylogenetics and Evolution **42**: 131-156.

NUSS M., KARSHOLT O. & M. MEYER 1998: A taxonomic revision of the Scopariinae from the Macaronesian Region (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae). — Entomologica Scandinavica **28** (1997) (4): 509-551.

POVOLNY D. (1999): Mendelian Dihybridism in Central European polymorphic populations of aposematic burnet-moth *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767) and its Müllerian-Batesian Mimicry (Lepidoptera: Zygaenidae). — Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis **47** (4): 41-66.

POVOLNY D. & J. PIJÁČEK (1949): Přispěvek k otázce polimorphism *Zygaena ephialtes* L. — Přirodovědeckého Sborniku Ostravského Kraje **10** (4): 1-11.

RASNITSYN A.P. (1983): First find of a moth from the Jurassic. — Doklady Akademie Nauk SSSR **84**: 467-471. (in Russisch)

REGIER J.C., MITTER C., FRIEDLANDER T.P. & R.S. PEIGLER (2001): Phylogenetic relationships and evolution of hostplant use in Sphingidae (Lepidoptera). — Molecular Phylogenetics and Evolution **20**: 311-325.

REICHEL E.R. (1958): *Zygaena ephialtes* L. I. Formenverteilung und Rassengrenzen im niederösterreichischen Raum. — Zeitschrift der Wiener entomologischen Gesellschaft **43** (11): 250-265, Karten 1-2.

REISS H. & W.G. TREMEWAN (1967): A systematic catalogue of the genus *Zygaena* FABRICIUS (Lepidoptera: Zygaenidae). — Series entomologica 2. Dr. W. Junk, Den Haag: xvi + 1-329.

ROELOFS W.L., DU J.-W., TANG X.-H., ROBBINS P.S. & C.J. ECKENRODE (1985): Three European corn borer populations in New York based in sex pheromones and voltinism. — Journal of Chemical Ecology **11** (7): 829-836.

ROELOFS W.L., GLOVER T., TANG X.-H., SRENG I., ROBBINS P., ECKENRODE C., LÖFSTEDT C., HANSSON B.S. & B.O. BENGTSSON (1987): Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **84**: 7585-7589.

SALAZAR C.A., JIGGINS C.D., ARIAS C.F., TOBLER A., BERMINGHAM E. & M. LINARES (2005): Hybrid incompatibility is consistent with a hybrid origin of *Heliconius heurippa* HEWITSON from its close relatives, *Heliconius cydno* DOUBLEDAY and *Heliconius melpomene* LINNAEUS. — Journal of Evolutionary Biology **18**: 247-256.

SBORDONI V. & L. BULLINI (1971): Further observations on the Mimikry in *Zygaena ephialtes* (Lepidoptera, Zygaenidae). — Fragmenta entomologica **8**: 49-56, Taf. 1-2.

SBORDONI V., BULLINI L., SCARPELLI G., FORESTIERO S. & M. RAMPINI (1979): Mimikry in the burnet moth *Zygaena ephialtes*: population studies and evidence of a Batesian-Müllerian situation. — Ecological Entomology **4**: 83-93, Taf. 1.

SCHNEE H. (2007): Neues vom Maiszünsler (*Ostrinia nubilalis*) in Sachsen. — Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes **59** (im Druck).

SHOJAADDINI M. (2005): Effects of moisture content of pistachio kernels on development and fecundity of Indian meal moth, *Plodia interpunctella* HÜBNER. — Belgian Journal of Entomology **7** (1): 71-80.

SKALSKI A.W. (1976): Les lépidoptères fossils de l'ambre . Etat actuel de nos connaissances. — Linneana Belgica **6-7**: 154-169; **8**: 195-208; **9**: 221-233.

SKALSKI A.W. (1979): Records of oldest Lepidoptera. — Nota lepidopterologica **2**: 61-66.

SKALSKI A.W. (1984): A new Lower Cretaceous Lepidoptera (Homoneura). — Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Biological Sciences **32**: 389-392.

SKALSKI A.W. (1990): Lepidoptera in fossil resins with emphasis on new investigations. — Prace Muzeum Ziemi **41**: 163-164.

SPERLING F.A.H. (1990): Natural hybrids of *Papilio* (Insecta: Lepidoptera): poor taxonomy or interesting evolutionary problem? — Canadian Journal of Zoology **68**: 1790-1799.

STEWARD R.C. (1977): Industrial and non-industrial melanism in the peppered moth *Biston betularia* L. — Ecological Entomology **2**: 231-243.

SWEZEY O.H. (1907): The sugar-cane leaf roller (Omiodes accepta) with an account of allied species and natural enemies — Hawaiian Sugar cane Planters' Association, Experiment Station Entomological Bulletin **5**: 1-60, Fig. 1-3, Taf. 1-6.

TREMEWAN W.G. (2006): Ecology, Phenotypes and the Mendelian genetics of burnet moths (*Zygaena* FABRICIUS, 1775). — GEM Publishing Company, Wallingford: 1-390.

TUTT J.W. (1896): British moths. — George Routledge, London.

WAHLBERG N. (2006): That awkward age for butterflies: Insights from the age of the butterfly subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). — Systematic Biology **55** (5): 703-714.

WAHLBERG N., BROWER A.V.Z. & S. NYLIN (2005): Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). — Biological Journal of the Linnean Society **86**: 227-251.

WEITSCHAT W. & W. WICHARD (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. — Friedrich Pfeil, München: 1-256.

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

WHALLEY P.E.S. (1978): New taxa of fossil and recent Micropterigidae with a discussion of their evolution and a comment on the evolution of the Lepidoptera (Insecta). — Annals of the Transvaal Museum **31**: 72-86.

WHALLEY P.E.S. (1985): The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. — Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology **39**: 107-189.

WIEGMANN B.M., MITTER C., REGIER J.C., FRIEDLANDER T.P., WAGNER D.M. & E.S. NIELSEN (2000): Nuclear genes resolve Mesozoic-aged divergences in the insect order Lepidoptera. — Molecular Phylogenetics and Evolution **15**: 242-259.

WIEGMANN B.M., REGIER J.C. & C. MITTER (2002): Combined molecular and morphological evidence on phylogeny of the earliest lepidopteran lineages. — Zoologica Scripta **31**: 67-82.

WITTHOHN K. & C.M. NAUMANN (1987): Cyanogenesis – a general phenomenon on the Lepidoptera? — Journal Chemical Ecology **13**: 1789-1809.

ZAKHAROV E.V., CATERINO M.S. & F.A.H. SPERLING (2004): Molecular phylogeny, historical biogeography, and divergence time estimates for swallowtail butterflies of the genus *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae). — Systematic Biology **53** (2): 193-215.

ZIMMERMAN E.C. (1958): Lepidoptera: Pyraloidea. — Insects of Hawaii **8**. University of Hawaii Press, Honolulu. xii + 1-456.

ZIMMERMAN E.C. (1960): Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths. — Evolution **14** (1): 137-138.

ZUCKERKANDL E. & L. PAULING (1965): Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins. — In: BRYSON V. & H.J. VOGEL, Evolving Genes and Proteins. Academic Press, New York.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Matthias NUSS
Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden
Museum für Tierkunde
Königsbrücker Landstr. 159
01109 Dresden
Germany
E-Mail: matthias.nuss@snsd.smwk.sachsen.de